

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 61

9

СЕНТЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД

1976

*Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год*

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Е. М. Лавренко (главный редактор), *Д. В. Лебедев, Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц, Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская, Т. А. Работнов, В. И. Разумов, Л. Е. Родин, И. Д. Романов, А. К. Скворцов, В. Б. Сочава, А. Л. Тахтаджян, Б. А. Тихомиров*, *А. И. Толмачев, Ан. А. Федоров, Б. А. Юрцев, М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, E. M. Lavrenko (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev, H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz, B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja, T. A. Rabotnov, V. I. Razumov, L. E. Rodin, I. D. Romanov, A. K. Skvortsov, V. B. Soczava, A. L. Takhtajan, B. A. Tikhomirov*, *A. I. Tolmatchev, M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev, O. V. Zalensky*.

Адрес редакции «Ботанического журнала»:

199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1. Телефон 18-36-12

Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией М. П. Тулина. Технический редактор Г. А. Смирнова

Корректоры Л. М. Бова и Е. А. Гинстлинг

Сдано в набор 9/VI 1976 г.

Подписано к печати 26/VIII 1976 г.

Формат бумаги 70×108¹/₁₆.

Печ. л. 9¹/₂+4 вкл. (1/2 печ. л.)=14 усл.печ. л.

Уч.-изд. л. 16.21.

Тип. зак. 1294.

М-37353. Тираж 2599.

УДК 581.5 : 581.55

Т. Г. Гильманов

**СУБМОДЕЛЬ РАСТИТЕЛЬНОСТИ
В ЦЕЛОСТНОЙ МОДЕЛИ ТРАВЯНОЙ ЭКОСИСТЕМЫ
(В ОСОБЕННОСТИ ЕЕ ПОДЗЕМНОЙ ЧАСТИ)¹**

T. G. GILMANOV. PLANT SUBMODEL IN THE HOLISTIC MODEL
OF A GRASSLAND ECOSYSTEM (WITH SPECIAL REFERENCE TO ITS
BELOWGROUND PART)

Разработана субмодель растительности, описывающая динамику запасов надземной и подземной фитомассы, продуктивности и дыхания. Субмодель представляет часть целостной имитационной модели взаимосвязанных циклов веществ и потока энергии в экосистеме луговой степи в течение вегетационного сезона. Особое внимание уделено количественному описанию динамики подземной фитомассы. Предложен подход к проблеме распределения ассимилятов по глубине корневой системы, при котором принимаются во внимание плотность корней и гидротермические условия в почвенном профиле. Субмодель растительности соединена с субмоделями локальной атмосферы и почвы, в результате чего получена целостная модель лугово-степной экосистемы. Проверка модели по данным многолетних комплексных полевых исследований на стационаре «Карачи» на Западно-Сибирской равнине показала хорошую согласованность результатов моделирования с экспериментальными данными.

К настоящему времени построен целый ряд комплексных моделей травяных экосистем. Некоторые из них, такие как модели тундровых, степных и пустынных экосистем, разработанные в ходе осуществления Международной Биологической Программы (МБП) в США, Канаде и Австралии (Timin, Collier, 1972; Van Dyne, 1970, 1972; Goodall, 1969, 1972, 1973; Saugier et al., 1974; Randel, More, 1974), отличаются высокой сложностью и детальностью отражения состава, структуры и функционирования соответствующих природных систем-оригиналов. Однако, давая общую оценку этих моделей, нельзя не отметить, что при описании растительности в них наиболее адекватно отражены процессы, происходящие в надземной части — фотосинтез и дыхание, отмирание и опад зеленой массы, ее вытаптывание и потребление животными, в то время как подземная часть фитоценоза представлена более грубыми, высокоагрегированными моделями (Innis, 1973).

Если принять во внимание несравненно бóльшую трудность изучения подземной части экосистемы, такое положение легко объяснимо, но это не может изменить того кардинального обстоятельства, что подземная биомасса составляет явно преобладающую и стратегически наиболее важную часть травяных экосистем. В настоящее время разработка адекватной модели подземной части является узким местом на пути построения целостной модели травяной экосистемы.

В данной работе излагается опыт построения субмодели травяной растительности, включая модель динамики и распределения биомассы корней как составной части целостной имитационной модели сезонной динамики лугово-степной экосистемы. Для проверки модели использова-

¹ Доклад на XII Международном ботаническом конгрессе (секция 8, «Экологическая ботаника», 8 VII 1975 г.).

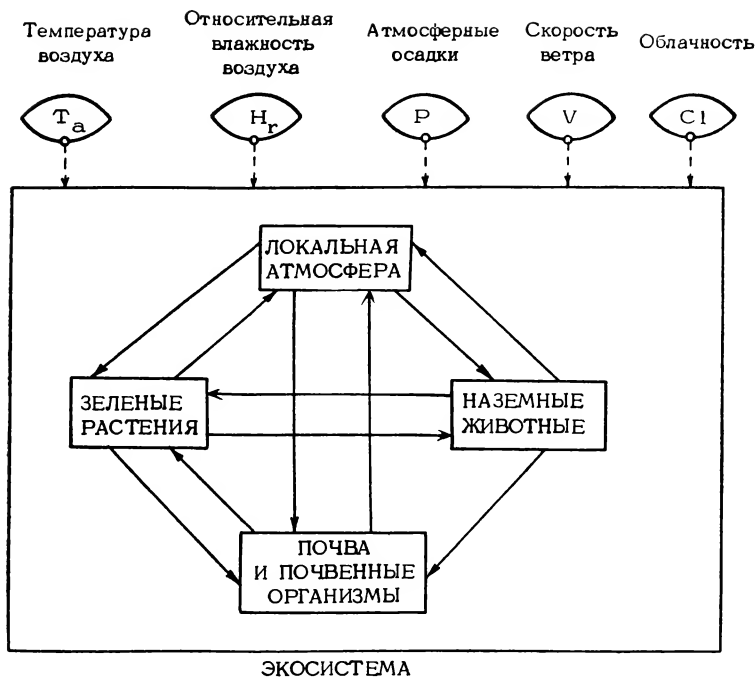


Рис. 1. Общая структура целостной модели экосистемы.

лись результаты многолетних исследований, проводившихся в 1968—1972 гг. на стационаре «Карачи» в Барабинской низменности Западной Сибири в ходе реализации советского проекта исследования травяных экосистем в рамках МБП (Структура, функционирование и эволюция. . ., 1974; Титлянова, Шатохина, 1974; Базилевич, 1975; Вагина и др., 1975; Гильманов, 1975).

Общая структура целостной модели экосистемы показана на рис. 1, где выделены четыре основные подсистемы: локальная атмосфера; зеленые растения-продуценты, включая живые корни; животные-консументы (надземные); почва с населяющими ее животными и микроорганизмами-редуцентами. Стрелками показаны вещественно-энергетические и информационные взаимодействия, отражаемые в модели. К настоящему времени модели надземных животных и почвенных организмов разработаны еще недостаточно, поэтому ниже характеризуется только взаимодействие локальной атмосферы, растительности и почвы.

Глобальными входными переменными модели служат стандартные метеорологические показатели: температура воздуха T_a , относительная влажность воздуха H_r , интенсивность атмосферных осадков P , скорость ветра V и облачность Cl . По ним в блоке «локальная атмосфера» вычисляются суточная сумма фотосинтетически активной радиации $PHAR$, испаряемость E_0 и сумма активных температур с начала вегетационного периода $SA T_{\geq 5^\circ}(t)$.

Состояние блока «зеленые растения» характеризуется переменными $G(t)$ — зеленая фитомасса, $SD(t)$ — ветошь, $R(z, t)$ — функция плотности распределения массы живых корней по глубине, где t — время (в сутках) с начала вегетационного сезона, z — вертикальная координата, $0 \geq z \geq z_r = -100$ см. Кроме того, вводится ряд вспомогательных переменных этого блока, в частности общая биомасса живых корней $RB(t)$

$$RB(t) = \int_{z_r}^0 R(z, t) dz. \quad (1)$$

Состояние почвенного профиля описывается переменными $W(z, t)$ — объемная влажность почвы; $T_s(z, t)$ — температура почвы; $C_{0x}(z, t)$ —

концентрация кислорода в почвенном воздухе. Среди вспомогательных переменных почвенного блока отметим потенциал почвенной влаги, который считается однозначной функцией влажности почвы $\Psi(z, t) = \Psi(W(z, t))$ и определяется по характеристической кривой почвенной влаги.

Прежде чем детально характеризовать уравнения динамики для $G(t)$, $SD(t)$ и $R(z, t)$, кратко остановимся на уравнениях динамики влажности, температуры почвы и концентрации кислорода в почвенном воздухе. Все три переменные описываются локальным дифференциальным уравнением сохранения (массы для W и C_{0x} и энергии — для T_s), которое в общем случае для всей глубины проникновения корней $z_r \leq z \leq 0$ имеет вид

$$\frac{\partial U(z, t)}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial z} Q(z, t, U, \dots) + S(z, t, U, \dots) = 0, \quad (2)$$

где $U = W, T_s$ или C_{0x} ; $Q(z, t, U, \dots)$ — скорость вертикального потока (влаги, тепла или кислорода), а $S(z, t, U, \dots)$ — функция распределения источников или стоков (влаги, тепла, кислорода) по профилю почвы.

Например, скорость потока воды задается уравнением

$$Q_W(z, t) = -K(W(z, t)) - K(W(z, t)) \frac{\partial \Psi(W(z, t))}{\partial z} - D_T(W(z, t)) \frac{\partial T_s}{\partial z}, \quad (3)$$

где $K(W)$ — влагопроводность почвы при влажности W , $D_T(W)$ — термическая диффузивность влаги в почве. Это уравнение учитывает гравитационное, капиллярно-сорбционное и термодиффузивное передвижение почвенной влаги. Функция $S(\dots)$ в уравнении движения влаги задает плотность поглощения влаги корнями растительности. Она определяется уравнением

$$S(z, t) = C_{tr}(z) F_{tr}(W(z, t), E_0(t)) G(t) R(z, t) \cdot E_0(t), \quad (4)$$

где $F_{tr}(W, E_0)$ — функция относительной доступности почвенной влаги для транспирации, рассчитываемая по формуле Нореро (Norego, 1969), в нашей модификации

$$F_{tr}(W, E_0) = \frac{1}{1 + [\Psi(W - 0.155(E - 0.3))/\Psi^*]^k}, \quad (5)$$

где $k = 2.56/\log(\Psi_{\min}/\Psi_{\max})$, $\Psi_{\min}$, Ψ^* , $\Psi_{\max}$ — значения водного потенциала, соответствующие влажностям $W_{\min}$, W^* и $W_{\max}$, при которых и при $E_0 = 0.3$ см/сут. функция относительной доступности почвенной влаги для транспирации принимает значения $F_{tr}(W_{\min}, 0.3) = 0.05$; $F_{tr}(W^*, 0.3) = 0.5$; $F_{tr}(W_{\max}, 0.3) = 0.95$.

Для $U = T_s$ уравнение (2) представляет собой квазилинейное уравнение теплопроводности с коэффициентом температуропроводности, зависящим от влажности почвы W . Поток тепла Q_T определяется законом Фурье. Функция плотности источников/стоков принята равной нулю.

Для $U = C_{0x}$ уравнение (2) описывает диффузию кислорода в порах аэрации почвы с коэффициентом диффузии, зависящим от влажности и температуры почвы. Поток кислорода Q_{0x} задается законом Фика, а функция $S(\dots)$ определяет расход кислорода на дыхание корней, почвенных организмов и окисление почвенного органического вещества.

Функции $W(z, t)$, $T_s(z, t)$ и $C_{0x}(z, t)$, получаемые при решении соответствующих уравнений, используются в уравнениях динамики живой $G(t)$ и мертвой $SD(t)$ надземной и живой подземной $R(z, t)$ фитомассы.

На рис. 2 представлен фрагмент диаграммы потока углерода в травяной экосистеме, охватывающий элементы подсистемы «зеленые растения» и связанные с ними элементы других подсистем. Мы последовательно рассмотрим функции скорости потоков углерода, представленных в виде вентилей на сплошных стрелках потоков углерода, а затем, составляя балансы входящих и исходящих потоков для резервуаров $G(t)$, $SD(t)$ и $R(z, t)$, выведем уравнения динамики надземной и подземной фитомассы.

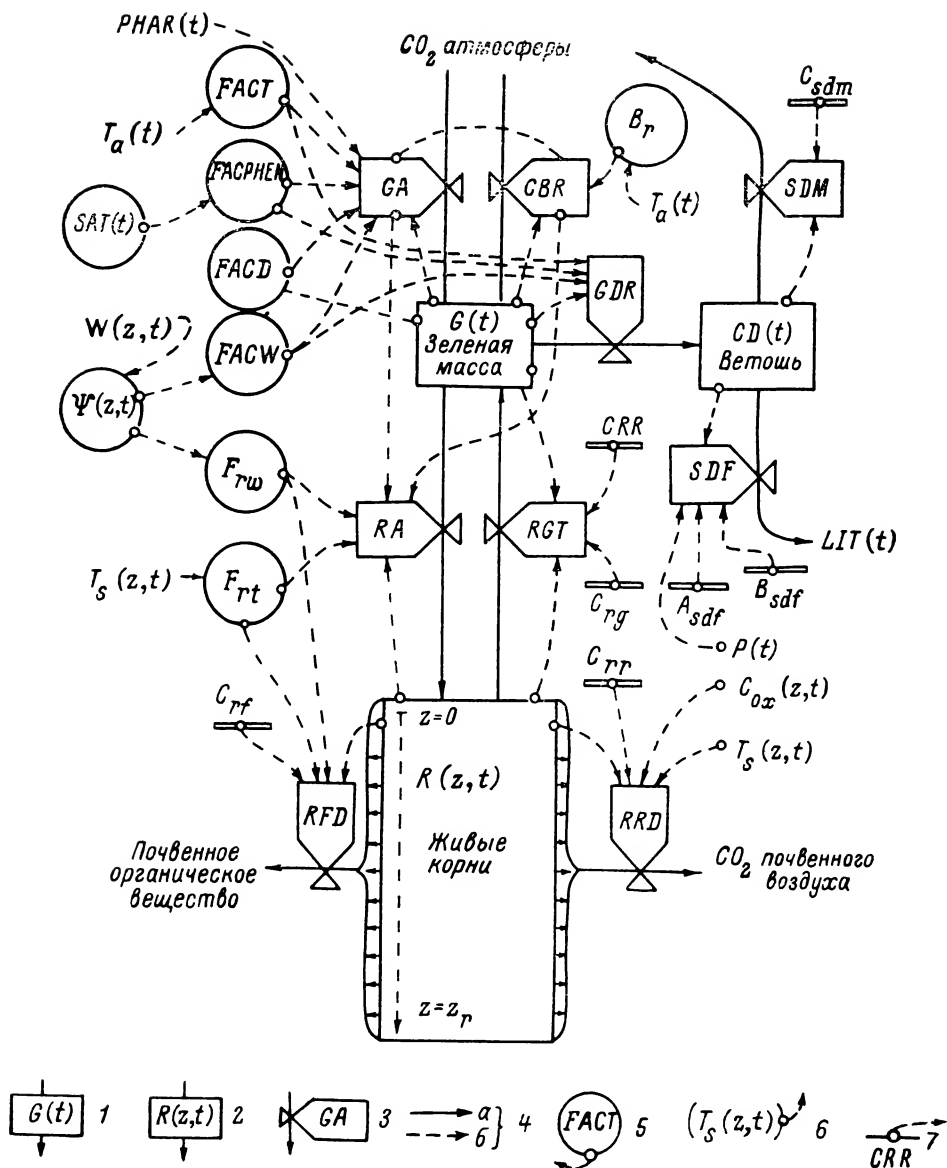


Рис. 2. Фрагмент диаграммы потоков органического вещества.

1 — переменная состояния с сосредоточенными значениями; 2 — переменная состояния с распределенными значениями; 3 — функция скорости потока органического вещества; 4 — потоки: a — вещества, b — информации; 5 — вспомогательная переменная; 6 — переменная, относящаяся к другой подсистеме; 7 — параметр.

В условиях хорошо вентилируемого растительного покрова луговой степи основными факторами, регулирующими скорость валового фотосинтеза единицы площади экосистемы, являются влажность почвы, температура воздуха, фенологический аспект, конкуренция между растениями и поступление фотосинтетически активной радиации, поскольку концентрация CO_2 у листовой поверхности поддерживается на относительно постоянном уровне. Исходя из этого принимаем, что скорость истинной ассимиляции единицы площади растительного покрова $GA(t)$ равна

$$GA(t) = FACW(t) FACT(t) FACPHEN(t) FACD(t) SP(t) G(t), \quad (6)$$

где $FACW$ — фактор водообеспеченности; $FACT$ — фактор температуры; $FACPHEN$ — фактор фенологии; $FACD$ — фактор конкуренции, зависящий от плотности растительного покрова; SP — максимальная удельная скорость истинного фотосинтеза при оптимальных водообеспеченности

и температуре в фенологической стадии наибольшей скорости роста и при отсутствии конкуренции.

Фактор водообеспеченности $FACW(t)$ отражает влияние доступности почвенной влаги и способность растений использовать ее при данной испаряемости. Он вычисляется по формуле

$$FACW(t) = \frac{\int_0^r F_{tr}(W(z, t), E_0(t)) R(z, t) dz}{\int_{z_r}^0 R_{max}(z) dz}, \quad (7)$$

где $F_{tr}(W, E_0)$ — функция доступности влаги; $R_{max}(z)$ — функция максимальной плотности распределения корней по глубине. Поскольку $0 \leq F_{tr} \leq 1$ и $R(z, t) \leq R_{max}(z)$, величина $FACW$ также изменяется в пределах $0 \leq FACW \leq 1$, приближаясь к единице по мере увеличения доступности влаги ($F_{tr} \rightarrow 1$) и роста корневой массы ($R(z, t) \rightarrow R_{max}(z)$).

Для температурного фактора было использовано уравнение кривой Пирсона первого рода (Аверьянов, Шабанов, 1973; Галямин, Сиптиц, 1974). В случае, когда скорость истинной ассимиляции равна нулю при $T_a < T_{min}$ и $T_a > T_{max}$ и достигает максимального значения при $T_a = T_{opt}$, температурный фактор задается формулой

$$FACT(t) = \left(\frac{T_a(t) - T_{min}}{T_{opt} - T_{min}} \right)^\beta \left(\frac{T_a(t) - T_{max}}{T_{opt} - T_{max}} \right)^{\beta \frac{T_{max} - T_{opt}}{T_{opt} - T_{min}}}, \quad (8)$$

где коэффициент β подбирается, чтобы обеспечить наилучшее соответствие эмпирическим данным.

Введение в модель фактора фенологии $FACPHEN(t)$ вызвано необходимостью учитывать влияние фенологических фаз развития растений на интенсивность процессов фотосинтеза и распределение ассимилятов. Как известно, по мере прохождения фенологических фаз скорость ассимиляции и распределение ее продуктов на вегетативные и генеративные процессы изменяются, так что после завершения цикла развития продуктивность растений значительно снижается. Чтобы определить функциональную форму фенологического фактора продуктивности всей экосистемы, нами были привлечены сведения по фенологии важнейших видов злаков, разнотравья и бобовых, формирующих последовательные аспекты растительного покрова рассматриваемой экосистемы луговой степи в течение вегетационного сезона (см. таблицу). Как видим, почти все виды рассматри-

Сроки цветения видов доминантов лугово-степной экосистемы

Вид	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
<i>Phleum phleoides</i>		+			
<i>Poa angustifolia</i>	(+)	+			
<i>Stipa joannis</i>	+	+			
<i>Bromus inermis</i>		+	+		
<i>Calamagrostis epigeios</i>		(+)	+	(+)	
<i>Filipendula hexapetala</i>		(+)	+		
<i>Peucedanum morisonii</i>		+	+		
<i>Libanotis sibirica</i>		+	+		
<i>Artemisia glauca</i>			(+)	+	
<i>Veronica spicata</i>		+	+		
<i>Fragaria viridis</i>	(+)	+	+		
<i>Onobrychis sibirica</i>		+	+		
<i>Medicago romanica</i>		(+)	+	+	
<i>Vicia cracca</i>		(+)	+	+	(+)

Примечание. + — интенсивное цветение; (+) — начало или конец цветения.

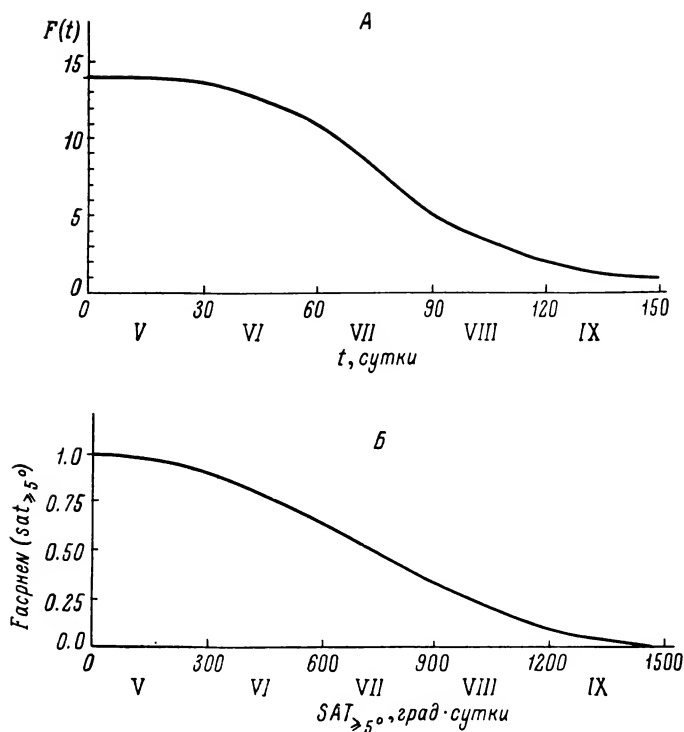


Рис. 3.

А — кривая динамики цветения видов доминантов в течение типичного вегетационного сезона; Б — зависимость фенологического фактора продуктивности $\widehat{FACPEN}$ от суммы активных ($\geq 5^{\circ}$) температур с начала вегетационного периода $SAT_{\geq 5^{\circ}}$. F_t — число видов доминантов, не закончивших цветение к моменту t .

ваемого фитоценоза, за исключением некоторых бобовых, заканчивают фазу вегетативного роста и переходят к плодоношению в первой половине или в крайнем случае в последней трети вегетационного периода. На рис. 3, А представлен график функции $F(t)$ — число видов, не закончивших цветение к моменту t , построенный по данным таблицы. Форма полученной кривой подсказывает целесообразность принять для фенологического фактора формулу:

$$FACPEN(t) = 0.5 [1 + \cos(\pi SAT_{\geq 5^{\circ}}(t) / SAT_{\geq 5^{\circ}}(t_k))], \quad (9)$$

где вместо обычного времени t в качестве аргумента под знаком косинуса используется фенологическое время, т. е. накопленная сумма активных температур $SAT_{\geq 5^{\circ}}(t)$, что позволяет перейти от фенологической кривой типичного среднего года (рис. 3, А) к конкретным погодным условиям рассматриваемого года. График функции (9) показан на рис. 3, Б.

Фактор конкуренции должен отражать влияние плотности растительного покрова на скорость ассимиляции единицы площади экосистемы и изменяться от единицы при разреженном состоянии фитоценоза (отсутствие конкуренции) до малых значений, стремящихся к нулю по мере увеличения надземной фитомассы до ее максимально возможных значений. Простейшей формулой, удовлетворяющей этим требованиям, является выражение

$$FACD(t) = 1 - \frac{G(t)}{G_{\max}}, \quad (10)$$

где $G_{\max}$ — максимально возможная при оптимальных условиях надземная фитомасса.

По аналогии с формулой Монси и Саеки (Monsi, Saeki, 1953) для скорости истинного фотосинтеза единицы листовой поверхности зависимость скорости истинного фотосинтеза единицы массы от интенсивности фото-

синтетически активной радиации в условиях хорошо вентилируемого растительного покрова мы выражаем формулой

$$SP(t) = \frac{C \cdot B \cdot PHAR(t)}{C + B \cdot PHAR(t)}, \quad (11)$$

где B — начальный наклон световой кривой, C — удельная скорость истинного фотосинтеза при световом насыщении. Величина SP показывает максимальную при данной освещенности $PHAR$ удельную скорость истинного фотосинтеза при оптимальных условиях температуры, влажности, минерального питания и на стадии наиболее интенсивного вегетативного роста.

Как показали исследования Мак-Кри (McCree, 1970) и более поздние результаты других авторов, дыхание надземной фитомассы может быть разделено на дыхание фотосинтеза и дыхание существования

$$GBR(t) = A_r GA(t) + B_r(T_a(t)) G(t), \quad (12)$$

где коэффициент A_r показывает потери на дыхание при ассимиляции 1 г сухого вещества в сутки, а коэффициент $B_r(T_a)$, зависящий от температуры воздуха, отражает расходы на дыхание в процессе жизнедеятельности 1 г сухого вещества живой надземной фитомассы за сутки при температуре окружающего воздуха T_a . Функция $B_r(T_a)$ задается формулой

$$B_r(T_a) = B_r(25) \exp(0.1(T_a - 25)), \quad (13)$$

где $B_r(25)$ — расходы на дыхание в процессе жизнедеятельности 1 г сухого вещества надземной фитомассы за сутки при $T_a = 25^\circ$.

Относительно скорости отмирания зеленой фитомассы GDR принимается предположение, что она может быть разделена на две составляющие: нормальное отмирание, скорость которого не зависит от условий окружающей среды (это своего рода внутреннее биологическое «трение», неизбежно сопровождающее жизнедеятельность растений), и вторая составляющая, величина которой непосредственно определяется условиями окружающей среды и плотностью травостоя, причем наиболее интенсивное отмирание происходит в периоды, когда условия для образования новой фитомассы наименее благоприятны, например при засухе, при слишком высокой или низкой температуре, на поздних фазах фенологического развития. Математическим выражением этих допущений служит формула

$$GDR(t) = (CD_0 + CD(1 - FACW(t))(1 - FACT(t))(1 - FACPHEN(t))) G(t), \quad (14)$$

где CD_0 и CD — нормальная и максимальная относительные скорости отмирания надземной фитомассы при наихудших условиях окружающей среды и в фенофазе наименее интенсивного роста.

Отмершее органическое вещество надземной фитомассы пополняет массу ветоши, обозначенную переменной $SD(t)$. Масса ветоши расходуется на полную минерализацию до CO_2 путем непосредственного фотохимического окисления, полного разложения под действием сапротрофов и т. д. и, опадая, переходит в подстилку (степной войлок), пополняя резервуар $LIT(t)$. Скорость поступления вещества ветоши в подстилку принята пропорциональной количеству атмосферных осадков за данные сутки (Saugier et al., 1974); скорость минерализации ветоши принята пропорциональной ее запасу

$$\left. \begin{aligned} SDF(t) &= (A_{sdf} + B_{sdf}P(t))SD(t), \\ SDM(t) &= C_{sdm}SD(t), \end{aligned} \right\} \quad (15)$$

где A_{sdf} , B_{sdf} , C_{sdm} — эмпирические коэффициенты. Очевидно, эти коэффициенты будут меняться в зависимости от физических и химических условий на поверхности почвы и определяемой ими активности гетеротрофных микроорганизмов, но в первом приближении их можно считать константами, отражающими средние, фоновые условия разложения.

Следующим потоком на диаграмме круговорота органического вещества является поток от надземной фитомассы к корням. Скорость этого потока (скорость ассимиляции корней) обозначим символом $RA(t)$. Хотя во внутрисуточном масштабе времени могут возникать встречные потоки органических веществ от листьев к корням и обратно, нас будет интересовать только среднесуточный баланс этих потоков, который складывается положительно в пользу корней, поскольку листья являются единственными источниками вновь синтезированного органического вещества и его последующие перераспределения не могут изменить этого основополагающего обстоятельства.

Подземная фитомасса в травяных экосистемах значительно преобладает над надземной, и именно она играет определяющую роль в жизнеобеспечении растительности в засушливых условиях степной зоны, поэтому при расчетах скорости ассимиляции корней естественно допустить, что ресурсы чистой ассимиляции $NA(t)$ используются прежде всего на необходимый в данных почвенно-климатических условиях прирост корневой массы и только оставшаяся часть идет на формирование надземной массы. Суммарная скорость ассимиляции корней распределяется по профилю почвы в соответствии с плотностью распределения скорости ассимиляции корней, обозначаемой $RAP(z, t)$,

$$RAP(z, t) = \frac{NA(t) F_{rw}(\Psi(W(z, t))) F_{rt}(T_s(z, t)) R(z, t)}{\int_{z_r}^0 R(z, t) dz}, \quad (16)$$

где $F_{rw}(\Psi(W))$ — водный, а $F_{rt}(T_s)$ — температурный факторы прироста корней.

Водный фактор прироста корней $F_{rw}(\Psi(W))$, изменяющийся в пределах $0 \leq F_{rw} \leq 1$, отражает зависимость скорости ассимиляции корней от доступности влаги в корнеобитаемом слое, характеризующейся величиной потенциала почвенной влаги $\Psi(W)$. На рис. 4 (кривая 1) показана зависимость скорости роста корней гороха (выраженной в долях от максимальной скорости при наиболее благоприятной для роста корней водообеспеченности) от осмотической составляющей водного потенциала питательного раствора, в котором выращивались растения (Walter, Kneeb, 1970). Как видим, максимальная скорость роста соответствует потенциалу порядка —7000 см водн. ст. Кривой 2 на том же графике представлена зависимость относительной скорости роста боковых корней кукурузы от капиллярно-адсорбционной составляющей водного потенциала почвы (получена нами по данным Е. В. Шеина, 1973). Почти полное совпадение характера кривых подтверждает предположение о том, что растения реагируют на термодинамический потенциал влаги в корнеобитаемом слое независимо от того, чем он обусловлен — присутствием растворенных веществ или адсорбционными силами почвенной матрицы.

Проведем краткое исследование особенностей функции $F_{rw}(\Psi(W))$ (рис. 4), и в частности прокомментируем наличие максимума относительной скорости роста корней не при наивысшей, а при средней влагообеспеченности. При высокой влажности доля поступления ассимилятов в корни невелика: в этих благоприятных условиях идет интенсивный рост надземной фитомассы, который может обеспечиваться не очень большой корневой системой. При постепенном иссушении почвы доступность влаги понижается, однако физиологическое состояние растений остается еще достаточно хорошим, чтобы обеспечить увеличение роста корневой системы путем увеличения доли ассимилятов, поступающих в корни и, таким образом, удовлетворить потребности в воде и питании. С другой стороны, пока иссушение не достигнет величин водного потенциала ниже —7000 см водн. ст., что несколько ниже потенциала влажности разрыва капиллярной связи, физические свойства почвы (в первую очередь механическое сопротивление росту корней) еще не препятствуют развитию корневой системы. Поэтому до влажности разрыва капиллярной связи и несколько

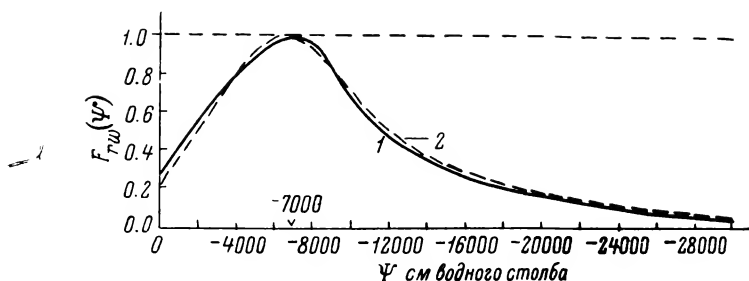


Рис. 4. Водный фактор прироста корней $F_{rw}(\Psi)$, отражающий зависимость относительной скорости роста корней от водного потенциала Ψ .

1 — зависимость относительной скорости ассимиляции корней гороха от осмотической составляющей водного потенциала питательного раствора (Walter, Kreeb, 1970); 2 — зависимость относительной скорости роста боковых корней кукурузы от капиллярно-адсорбционной составляющей водного потенциала почвы (Шейн, 1973).

ниже этой величины растение в состоянии компенсировать снижение доступности влаги увеличением плотности корневой системы за счет дополнительного притока углеводов на рост корней. Однако при дальнейшем иссушении почвы и падении ее водного потенциала от -7000 до $-15\,000$ см водн. ст. (точка устойчивого завядания) и ниже физиологическое состояние растений ухудшается, затрудняется флоэмный перенос органических веществ из листьев в корни; вместе с тем сухая почва оказывает большое сопротивление росту корней. В результате наступают прогрессирующее снижение отчислений питательных веществ в корни и замедление прироста корневой системы (очевидно, при увядании происходит и снижение самой скорости чистой ассимиляции NA), что находит свое отражение в понижении величины водного фактора прироста корней при $\Psi(W) < -7000$ см водн. ст.

Температурный фактор прироста корней $F_{rt}(T_s)$ (рис. 5) выражает хорошо известную зависимость скорости прироста корней от температуры почвы: постепенное повышение от минимальной температуры почвы $T_{s, \min}$ до температурного оптимума $T_{s, \text{opt}}$ и затем более резкое падение до максимальной температуры $T_{s, \max}$ (Brouwer, de Wit, 1969).

Таким образом, в согласии с принятой гипотезой, в формуле (16) гидротермические условия «взвешиваются» в соответствии с долей корневой системы, приходящейся на данный слой почвы; в результате этого при распределении углеводного питания корней учитываются как почвенные условия, так и количество корней, «работающих» в этих условиях.

Отметим существенное отличие гипотезы (16) от так называемого принципа оптимальности в распределении ассимилятов на рост корней в различных слоях почвы, использовавшегося Полтриджем (Paltridge, 1970), О. Д. Сиротенко и А. Н. Бойко (1975) и другими; согласно этому принципу, поступление ассимилятов в корни распределяется по слоям почвы таким образом, чтобы максимизировать подачу воды корневой системой, т. е. максимальная доля прироста приходится на те слои почвы, в которых произведение влажности почвы на плотность корней максимально. Этому предположению противоречат полученные в последнее время экспериментальные данные. Так, в результате исследований травяных экосистем в США в рамках МБП установлено, что «доля общей продукции, поступающая в подземную часть, снижается на сухих и влажных краях интервала влагообеспеченности по сравнению с его средней частью» (Marshall, 1973). Более того, изучая динамику корневой массы ячменя, Т. А. Савельева (1974) установила, что в черноземе луговой степи наибольшая (относительная и абсолютная) масса корней накапливалась в сухие годы, а не в средние или влажные. Косвенным указанием на необходимость учитывать увеличение углеводного питания корней с наступлением почвенной засухи при моделировании динамики корневой массы может служить следующий факт из опыта канадских создателей модели травяных экосистем. Характеризуя поведение модели травяной экосистемы «Матадор» в целом, Ран-

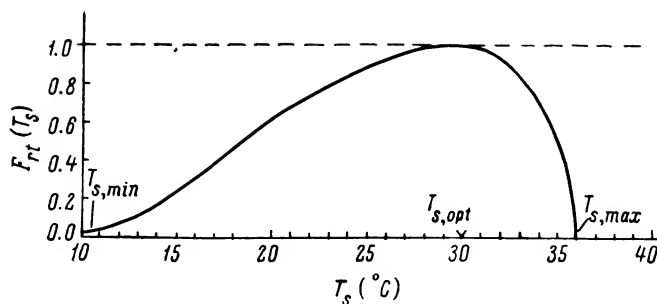


Рис. 5. Температурный фактор прироста корней, выражающий зависимость относительной скорости прироста корней от температуры почвы T_s .

дель и Мор (Randel, More, 1974) отмечают, что хотя субмодели локальной атмосферы, почвенной влаги и почвенного азота работают хорошо, субмодели биологических компонентов имеют серьезные недостатки; в особенности это относится к описанию динамики массы корней, которая при проигрывании модели постоянно занижается вплоть до полного исчезновения корней, даже при исключении из модели процесса поедания корней почвенными организмами. Возможным объяснением этого поведения модели может быть то, что при расчете перемещения ассимилятов в корни в модели «Матадор» учитывались только надземная биомасса и ее чистая продуктивность. Влияние влажности почвы на рост корней, а тем более увеличение последнего в начальный период при падении влажности в модели не отражались. В результате в модели корни постоянно недополучали углеводы, в особенности в периоды засухи, и как следствие отмирали.

Использованная нами функция $F_{rw}(\Psi)$ позволяет устранить этот недостаток. Отметим тем не менее, что «принцип оптимальности» также может иметь место в ряде случаев, а именно тогда, когда у рассматриваемых растений скорость прироста корней монотонно убывает от наибольшего значения при максимальной влажности почвы до малых значений при низкой влажности. Например, результаты опытов Петерса (Peters, 1957) говорят о монотонном убывании скорости роста корней молодых проростков кукурузы по мере падения водного потенциала почвы. Напротив, в опытах Шеина (1973), проводившихся со взрослыми растениями кукурузы, получена функция $F_{rw}(\Psi)$ с характерным максимумом в середине диапазона влажности.

Зависимости, представленные на рис. 4 и 5, были преобразованы в числовую форму и использованы при вычислении скорости ассимиляции корней по формуле (16).

Для полного описания динамики корневой системы, кроме функции $RAP(z, t)$, требуется идентифицировать функции плотности распределения скорости отмирания корней по глубине $RFD(z, t)$ и скорости дыхания корней $RRD(z, t)$.

Так же, как и при расчетах отмирания зеленой массы, будем считать, что отмирание корней идет наиболее интенсивно тогда, когда условия их роста наименее благоприятны

$$RFD(z, t) = C_{rf} [1 - F_{rw}(\Psi(W(z, t)))] [1 - F_{rt}(T_s(z, t))] R(z, t). \quad (17)$$

Для определения скорости дыхания корней на глубине z мы используем по примеру Лаксмора и Штольца (Luxmoore, Stolzy, 1970) формулу Михаэлиса—Ментена, применяемую здесь для описания зависимости скорости дыхания от концентрации кислорода на данной глубине

$$RRD(z, t) = C_{rr} \exp(0.1(T_s(z, t) - 25)) \frac{C_{ox}(z, t)}{HRC + C_{ox}(z, t)} R(z, t). \quad (18)$$

В формулах (17) и (18) C_{rf} и C_{rr} — константы опада и дыхания корней, а HRC — концентрация кислорода в почвенном воздухе, при которой

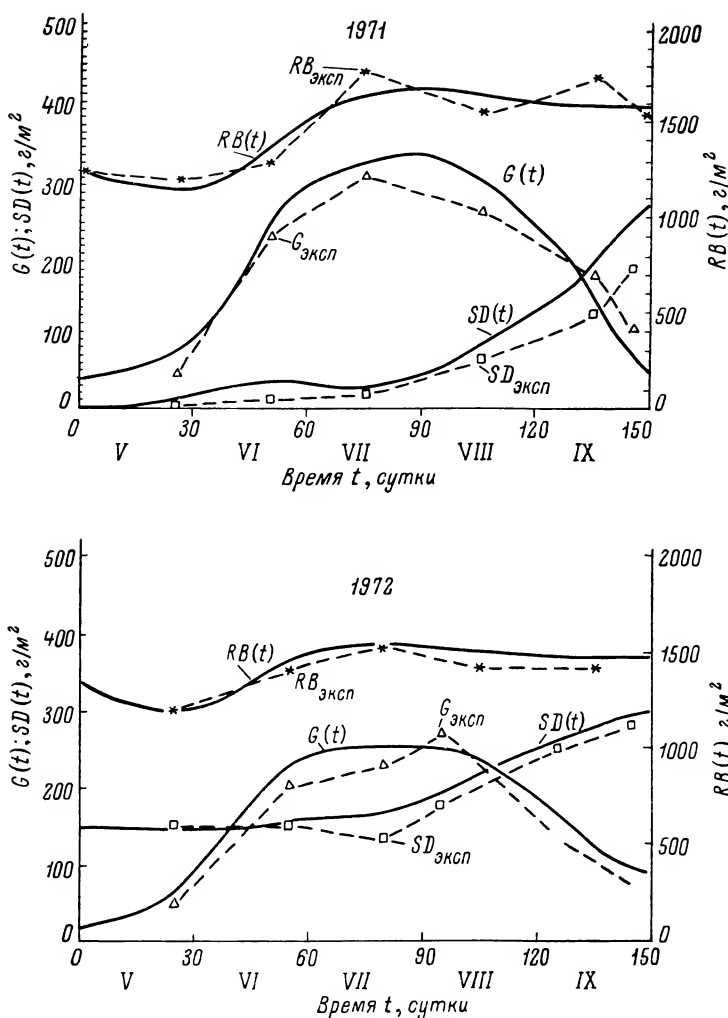


Рис. 6. Сравнение расчетных и экспериментальных данных по динамике зеленой фитомассы $G(t)$, ветоши $SD(t)$ и общего запаса живых корней $RB(t)$ в лугово-степной экосистеме в течение вегетационных сезонов 1971 и 1972 гг.

скорость дыхания составляет половину от ее максимальной скорости при данной плотности корневой системы и температуре почвы $T_s = 25^\circ$. Множитель $\exp(0.1(T_s - 25))$ выражает экспоненциальную зависимость скорости дыхания от температуры.

Кроме основного потока углеводов из листьев в корни $RA(t)$ в начале вегетационного сезона, в период формирования травостоя, существенное значение имеет поток питательных веществ из подземных органов в листья. Обозначим скорость этого потока $RGT(t)$. Принимается, что этот поток происходит только в течение первого месяца с начала вегетации и только до тех пор, пока отношение надземной фитомассы к подземной меньше критической величины GRR_{cr} .

$$RGT(t) = \begin{cases} \max(0, C_{rgt}(GRR_{cr}RB(t) - G(t))), & t \leq 30; \\ 0, & t > 30, \end{cases} \quad (19)$$

где C_{rgt} — коэффициент пропорциональности.

Объединяя установленные выше формулы для скоростей потоков в уравнения баланса массы для надземной фитомассы, ветоши и корней,

получаем следующие уравнения динамики для переменных состояния подсистемы «зеленые растения» и начальные условия для них

$$\frac{dG(t)}{dt} = GA(t) + RGT(t) - GBR(t) - RA(t) - GDR(t), \quad G(0) = G_0; \quad (20)$$

$$\frac{dSD(t)}{dt} = GDR(t) - SDM(t) - SDF(t), \quad SD(0) = SD_0; \quad (21)$$

$$\frac{\partial R(z, t)}{\partial t} = RAP(z, t) - RFD(z, t) - RRD(z, t), \quad R(z, 0) = R_0(z), \quad (22)$$

где при вычислении $RAP(z, t)$ по формуле (16) при $t \leq 30$ вместо $NA(t)$ берется $NA(t) - RGT(t)$.

Система (20), (21), (22) решается совместно с уравнениями динамики влажности, температуры почвы и концентрации кислорода в почвенном воздухе.

На рис. 6 представлены расчетные данные по динамике зеленой массы $G(t)$, ветоши $SD(t)$ и общей массы живых корней $RB(t)$ и соответствующие экспериментальные данные, полученные Н. Г. Шатохиной с сотрудниками (Вагина и др., 1975) для экосистемы луговой степи в Западной Сибири в течение вегетационных сезонов 1971 и 1972 гг. Для столь высокоагрегированной модели, как рассмотренная выше, согласие расчетных и экспериментальных данных следует признать вполне удовлетворительным. Для повышения точности модели, по-видимому, потребуется ввести в рассмотрение вертикальную структуру надземной части фитоценоза, разделить общую надземную и подземную фитомассу на части, соответствующие различным экологическим и фенологическим группам растений или хотя бы на группы злаков, разнотравья и бобовых, а также ввести в модель описание динамики почвенных организмов, азотного и минерального питания растений и учесть деятельность надземных позвоночных и беспозвоночных консументов.

Характеризуя модель в целом, следует заключить, что для имитации сезонной динамики таких водо- и теплоконтролируемых экосистем, как рассмотренная экосистема луговой степи, уже высокоагрегированные модели описанного типа позволяют хорошо имитировать сезонную динамику фитомассы в различных погодных условиях.

Автор выражает глубокую благодарность Н. И. Базилевич, Н. Г. Шатохиной и А. А. Титляновой за большую помощь в подготовке настоящей работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверьянов С. Ф., В. В. Шабанов. (1973). Некоторые математические модели системы растение—среда. В кн.: Физическое и математическое моделирование в мелиорации. — Базилевич Н. И. (ред.). (1975). Продуктивность степных, луговых и болотных сообществ лесостепи. В кн.: Ресурсы биосферы. Итоги советских исследований по Международной биологической программе, 1, Л. — Вагина Т. А., А. А. Титлянова, Н. Г. Шатохина. (1975). Продуктивность фитоценозов Западно-Сибирской равнины. Стационар Карачи. В кн.: Ресурсы биосферы. Итоги советских исследований по Международной биологической программе, 1, Л. — Галямин Е. П., С. О. Сиптиц. (1974). Об использовании методов математического моделирования для расчета продуктивности сельскохозяйственных культур при различных режимах орошения. В кн.: Биологические основы орошаемого земледелия. 257—262. М. — Гильманов Т. Г. (1975). Пример построения математической модели некоторых процессов водообмена в травяных биогеоценозах. В кн.: Ресурсы биосферы. Итоги советских исследований по Международной биологической программе, 1, Л. — Савельева Т. А. (1974). Характерные черты испарения; его структура и продуктивность использования влаги в различных природных и природно-технических комплексах. В кн.: Водный баланс основных экосистем центральной лесостепи. Материалы экспериментальных исследований, ч. I, М. — Сиротенко О. Д., А. Н. Бойко. (1975). О построении замкнутой системы уравнений энерго- и массообмена для расчета биомассы сельскохозяйственных культур. Метеорол. и гидрол., 2. — Слейчер Р. (1970). Водный режим растений. — Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. I. Биогеоценозы и их компоненты. (1974). Новосибирск. — Титлянова А. А., Н. Г. Шатохина. (1974). Теоретические и экспериментальные задачи биогео-

ценологии (на примере травяных биогеоценозов Сибири). В кн.: Доклады сибирских почвоведов к X Международному конгрессу почвоведов. — Шейн Е. В. (1973). Влияние влажности почвы на формирование корневой системы. Вестн. МГУ, сер. биол., почвовед., 6. — Grouwer R., C. T. de Wit. (1969). A simulation model of plant growth with special attention to root growth and its consequences. In: Root growth (ed. by W. J. Whittington), London. — Goodall D. W. (1969). Simulating the grazing situation. In: Biomathematics, 1. Concepts and models of biomathematics (ed. by F. Heinmets). — Goodall D. W. (1972). Potential application of biome modelling. «Terre et la Vie», 1 : 118—136. — Goodall D. W. (1973). Ecosystem simulation in the US/IBP Desert Biome. In: Proceedings of Summer Computer Simulation Conference, Montreal, July 19 (1973), 2 : 777—780. — Innis G. S. (1973). Dynamic simulation of the belowground ecosystem. Presentation at a US/IBP sponsored Interbiome Symposium, held in Fort Collins, Colorado, 5—7 September 1973. — Luxmoore R. J., L. H. Stolzy. (1970). Oxygen diffusion in the soil-plant system. 1. A model. Agronomy J., 62, May—June : 317—322. — Marshall J. K. (1973). Biomass partitioning, production partitioning, nutrient uptake and environmental variables in some North American grasslands. Presentations at a US/IBP sponsored Interbiome Symposium, held in Fort Collins, Colorado, 5—7 September 1973. — McCree K. J. (1970). An equation for the rate of respiration of white clover under controlled conditions. In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity (Proceedings of the IBP/PP Technical Meeting, Trebon, 14—21 September 1969) : 221—231. — Monsi M., T. Saeki. (1953). Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Japan. J., 19, Botany, 14 : 22—32. — Norero A. L. (1969). A formula to express evapotranspiration as a function of soil moisture and evaporative demands of the atmosphere. Ph. D. Diss. Utah State University, Logan, Utah. — Paltridge G. W. (1970). A model of growing pasture. Agricultural Meteorology, 7 : 93—130. — Peters D. B. (1957). Water uptake of corn roots as influenced by soil moisture content and soil moisture tension. Soil Sci. Soc. Amer. Proceed., 57, 5 : 481—484. — Randel R. L., R. B. More. (1974). Total ecosystem. Canadian Committee for the IBP. Matador Project. Technical report, No. 68. — Saugier B., E. A. Ripley, P. Lucke. (1974). A mechanistic model of plant growth and water use for the Matador grassland. Canad. Committee for the IBP. Matador Project. Technical report, No. 65. — Timin M. E., B. C. Collier. (1972). Simulation the arctic tundra ecosystem near Barrow, Alaska. In: Proceedings of Summer Computer Simulation Conference, San Diego : 1198—1204. — Van Dyne G. M. (1970). A systems approach to grasslands. In: Proceedings of 11th International Grassland Congress (ed. by M. J. F. Norman) : A131—A143. — Van Dyne G. M. (1972). Organization and management of an integrated ecological research program — with special emphasis on systems analysis, universities and scientific cooperation. In: Mathematical models in ecology (ed. by J. N. R. Jeffers) : 111—172. — Walter H., K. Kreeb. (1970). Die Hydratation und Hydratur des Protoplasmas der Pflanzen und ihre physiologische Bedeutung.

Московский государственный университет.

Получено 12 VIII 1975.

SUMMARY

A plant submodel describing the dynamics of above- and below-ground phytomass, productivity and respiration has been constructed as a part of a simulation model of interconnected cycles of matter and energy in a grassland ecosystem during the season of growth. Special attention was devoted to the quantitative description of the below-ground phytomass dynamics. An approach to the root assimilation partitioning problem is proposed, which considers root density and hydro-thermal conditions in soil profile. The submodel is interlinked with the models of other subsystems to form a whole grassland ecosystem model. Validation of the model against the data of long-term complex field studies has shown a good agreement between the model outputs and the field data.

УДК 582 : 582.683.2

В. Е. Аветисян

НЕКОТОРЫЕ МОДИФИКАЦИИ СИСТЕМЫ
СЕМЕЙСТВА *BRASSICACEAE*V. E. AVETISIAN. SOME MODIFICATIONS OF THE SYSTEM
OF THE FAMILY *BRASSICACEAE*

Рассмотрены трибы *Sisymbrieae*, *Hesperideae*, *Arabideae*, *Alysseae*, *Lepidieae*, *Brassicaceae* системы крестоцветных Янхена (Janchen, 1942). На основании анализа признаков, использованных автором системы, а также накопившейся информации по числам хромосом, анатомическому строению спермодермы, морфологии пыльцевых зерен, эмбриологии и химизму сделан вывод о целесообразности признания двух триб: *Sisymbrieae* DC., s. l. (= *Sisymbrieae* s.s., *Hesperideae*, *Arabideae*, *Alysseae*, *Lepidieae*) и *Brassicaceae*.

Семейство *Brassicaceae* является одним из наиболее естественных семейств цветковых растений. В силу чрезвычайной морфологической монолитности построение его системы весьма затруднительно, чем и объясняется преобладание искусственных систем (De Candolle, 1821; Hooker, 1862; Beck v. Managetta, 1890; Prantl, 1891; Bayer, 1905; Schulz, 1936). Первая попытка создания естественной системы *Brassicaceae* принадлежит Гаеку (Hayek, 1911), который выработал принципы построения филогенетической системы этого семейства и согласно им распределил известные тогда роды по десяти трибам. Крупнейший знаток крестоцветных Шульц (Schulz, 1936) довел число триб до девятнадцати, вновь внося в систему черты искусственности. Н. А. Буш (1939) при обработке крестоцветных для «Флоры СССР», опираясь в основном на систему Гаека, заимствовал некоторые элементы у Шульца и внес также свои изменения. В своей фундаментальной работе Янхен (Janchen, 1942) подробно разбирает и сопоставляет системы Гаека, Шульца и отчасти Буша с позиций филогенетической систематики. Он выделяет комплекс признаков, имеющих систематическое значение и, учитывая направление эволюции каждого из них, предлагает свой вариант системы (в составе 15 триб), которая после системы Гаека является второй естественной системой крестоцветных. Последующие авторы в различных «Флорах», руководствах по систематике и в исследованиях частного порядка в зависимости от личных вкусов принимают в основном одну из трех систем — Гаека, Шульца или Янхена, иногда внося незначительные коррективы, заключающиеся преимущественно в переносе родов из одной трибы в другую. Обзор систем крестоцветных имеется в работах Н. А. Буша (1904—1910), Гаека (Hayek, 1911), Янхена (Janchen, 1942), Марли (Murley, 1951), Моджи (Moggi, 1965), В. В. Кууск (1961, 1964), Дворжака (Dvůrak, 1972, 1973), Хеджа (Hedge, 1976) и др.

В целом система Янхена представляется наиболее разработанной. В настоящее время — это широко принятая система крестоцветных, использованная также и нами (Аветисян, 1966). Однако при рассмотрении триб *Sisymbrieae*, *Hesperideae*, *Arabideae*, *Alysseae*, *Lepidieae* и *Brassicaceae*, включающих основную массу родового состава семейства,¹ наблюдается некоторая

¹ Изучение представителей примитивных триб *Brassicaceae* проводится Роллинсом и его школой (Rollins 1939, 1963, 1973 и др.; Rollins, Rüdenberg, 1971; Rollins, Shaw, 1973; Rollins, Banerjee, 1975, и др.).

недоработанность системы (что предвидел и ее автор). Из названных триб только *Brassicaceae* хорошо очерчена, остальные же в своих диагностических признаках значительно перекрываются, вследствие чего и становится возможным перенос родов из одной трибы в другую при исследованиях отдельных групп родства. Особенно часто это наблюдается среди *Sisymbrieae*, *Hesperideae* и *Arabideae*. Другим уязвимым местом системы Янхена является самостоятельность *Alysseae* и *Lepidieae*, у представителей которых плоды стручочки. Это особенно удивительно на фоне замечательного анализа этапов эволюции плода, в частности от стручка к стручочку. В этой части система Гаека более рациональна, так как в ней триба *Alysseae* включает *Hesperideae* и *Alysseae* Янхена.

В целях классификации Янхеном использованы собственно те же признаки, что и его предшественниками: форма плода, положение корешка зародыша, форма семядолей, строение нектарников, характер опушения, форма рыльца, характер расположения мирозиновых клеток, ширина перегородки, ее гистологическая структура, окраска венчика. Однако в отличие от авторов искусственных систем Янхен учитывает изменчивость каждого признака в эволюционном аспекте. При разграничении триб он основывается на строении плодов, положении корешка зародыша, форме семядолей, строении нектарников и характере опушения. При этом внутри каждой из триб эти признаки представлены несколькими этапами их эволюции с преобладанием той или иной эволюционной ступени. С одной стороны, это способствует выявлению эволюционных тенденций внутри триб, с другой — в силу нескоррелированной вариабельности и гетеробатмии возникает перекрывание признаков.

С целью выявления возможных дополнительных диагностических признаков нами проанализирована накопившаяся информация по числам хромосом (Manton, 1932; Хромосомные числа. . ., 1969, и др.), анатомическому строению спермодермы (Алявдина, 1931; Czernohorsky, 1947; Vaughan, Whitehouse, 1971, и др.), морфологии пыльцевых зерен (Аветисян, Манукян, 1966; Чигуряева, 1973), эмбриологии (Родионова, 1967) и по химизму (Delaveau, 1957, 1958; Кутачек, Опличилова, 1964; Viorica, 1970; Луковникова, 1975). Однако данные этих исследований не позволяют различать трибы, установленные Янхеном (см. таблицу). Так, основное число хромосом варьирует от $x=4$ до $x=19$; числа $x=7$ и $x=8$ наиболее распространены и встречаются во всех трибах. Никакой закономерности, кроме общей тенденции к анеуплоидии, не установлено. Анатомическое строение спермодермы наиболее фундаментально изучено Вооном и Вайтхауз (Vaughan, Whitehouse, 1971). Ими выделены 15 типов строения клеток эпидермы, 4 типа субэпидермальной ткани (она редко развита), 8 типов палисадной ткани, в соответствии с которыми мы рассматриваем содержащиеся в литературе (а также наши, неопубликованные) данные по анатомии спермодермы крестоцветных. Никакой закономерности в характеристике триб по этим признакам также не наблюдается. А. А. Чигуряева (1973), изучившая морфологию пыльцевых зерен более 200 родов *Brassicaceae*, выделила 5 морфологических типов. Из них I и IV, а также II и III, обладая сугубо количественными отличиями, перекрываются, поэтому их можно свести к трем типам: I — пыльцевые зерна 3 (4)-бороздные, сэкзина покровно-сетчатая, ячейки сетки округлые; II — то же, ячейки извилистые; III — пыльцевые зерна 5—6 (7)-бороздные. Последний тип встречается очень редко, преимущественно вне рассматриваемых триб, а I и II типы присущи всем шести трибам. Сравнительно-эмбриологические исследования, проведенные Г. Б. Родионовой (1967), свидетельствуют об общности эмбриологических признаков у представителей различных триб. Хемотаксономическими исследованиями также не выявлены показатели для характеристики надродовых таксонов. Из приведенного обзора видно, что общая мономорфность, характерная для данного семейства, распространяется и на микроструктуры, особенности которых могут быть использованы лишь в целях частной систематики, при разрешении спорных моментов меж- и внутривидовых, меж- и внутривидовых взаимоотно-

Некоторые макро- и микроморфологические особенности шести tribes сем. *BRASSICACEAE* (по системе Янхена — JANCHEN, 1942) *

Трибы	Признаки, использованные Янхеном														Спермодерма **		Основное число хромо- сом, x					
	плоды						за рыдш				нектарники		опушение		Пыльцевые зерна			эпидерма	палисадная ткань			
	стручки		стручочки		одночленные	двучленные	перепорodka широ- кая	перепорodka узкая	спинкокорешковый	краекопешковый	семядоли спирально закрученные	семядоли поперечно сложенные	семядоли влозь- сложенные	замкнутое кольцо	срединные+боковые	только боковые				волоски простые		волоски ветвистые
																				сакзина покровно- сетчатая		
	раскрываю- пшеся	непакры- ваюпшеся	раскрываю- пшеся	непакры- ваюпшеся	ячейки сетки		ячейки сетки		ячейки сетки													
					округлые	извилистые	округлые	извилистые	округлые	извилистые												
<i>Sisymbrieae</i>	+		+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	4, 2, 4, 7, 9, 11	A, B, E, F, H	5, 6, 7, 8		
<i>Hesperideae</i>	+	+	+	+				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1, 2, 4-7, 9, 10, 12	A, B	6, 7, 8, 10, 12, 13		
<i>Arabideae</i>	+		+	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1, 2, 4-6, 8, 9, 11-13	B, D, E, F	6, 7, 8, 10, 15		
<i>Alysseae</i>				+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1, 2, 4, 5, 7-9, 11-13, 15	A-H	6, 7, 8, 9, 10		
<i>Lepidieae</i>	(+)		+	+	+	(+)		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1, 2, 4, 8, 9, 11, 12, 14	A, B, E, F, H	6, 7, 8, 9-12		
<i>Brassicaceae</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1-3, 5, 11-13	A, B, D, F	7, 8, 9, 10-12, 15, 17-19		

* Полуужирным шрифтом выделены доминирующие признаки, скобками — редкие.
 ** Типы строний эпидермы (1-15) и палисадной ткани (A-H) по Боону и Байтхауэ (Vaughan, Whitehouse, 1971).

шений или же для установления степени родства крестоцветных с близкими семействами.

Среди рассматриваемых триб благодаря особенностям строения плодов и форме семядолей обособлена лишь триба *Brassicaceae* (см. таблицу). Двучленные плоды представителей этой трибы несут необычные черты в своем строении не только в семействе, но и вообще в пределах покрытосеменных. Напоминающий суставы животных седловидный сустав «*Sattelgelenk*» (Bauch, 1941), по которому сочленяются нижняя «створковая» (развивающаяся из завязи) и верхняя «столбиковая» части плода, — феномен, не имеющий аналогов.² В данной трибе благодаря двучленности плодов наиболее совершенно воплощена прогрессивная тенденция к гетерокарпии, широко наблюдающаяся в этом семействе (Войтенко, 1970). Несомненно высокий процент гетерокарпии у крестоцветных обусловлен общим направлением эволюции плодов — от стручка к стручочку, от раскрываемости к нераскрываемости (с наиболее высокоорганизованным типом плода в виде орешкообразного нераскрывающегося стручочка). Если у представителей остальных триб гетерокарпия проявляется в морфологической и физиологической разноплодности, то в трибе *Brassicaceae* она выражается в разнокачественности частей плода — гетеромерикарпии (гетероартрокарпия — Левина, 1957; Войтенко, 1968). Не всегда обе части плода семеносны, но во всех случаях они разделены седловидным суставом. Это и является константным диагностическим признаком трибы *Brassicaceae*, в преобладающем большинстве случаев коррелирующим со вдольсложенными семядолями.

На основании изложенного представляется более целесообразным рассматривать 6 триб Янхена (исключая из *Sisymbrieae* подтрибу *Thelipodinae* — Al-Shehbaz, 1973) в составе двух четко разграниченных триб — *Sisymbrieae* DC., s. l. (= *Sisymbrieae* s. s., *Hesperideae*, *Arabideae*, *Alysseae*, *Lepidieae*) и *Brassicaceae* (Аветисян, 1975). Несмотря на продвинутость по строению плодов, представители *Brassicaceae* имеют ряд анцестральных черт (опушение из простых волосков, гинофор у некоторых родов и др.), что дает возможность выводить обе трибы от гипотетического общего предка, связывающего их, согласно Янхену, с *Stanleya*. При этом в графическом изображении ветвь *Brassicaceae* должна быть длиннее и по уровню выше *Sisymbrieae*. В данной интерпретации в обеих трибах прослеживаются параллельные ряды изменчивости остальных признаков, отражающие параллелизм в их эволюции (см. таблицу).

Систематизация родов внутри *Sisymbrieae* s. l. и *Brassicaceae* — предмет специальных исследований.³ Здесь следует учитывать, что для крестоцветных чрезвычайно характерно явление гетеробатмии и что их эволюция подчинена преимущественно совершенствованию структуры плодов. Поэтому, очевидно, система каждой из триб должна опираться на детально разработанные схемы карпологической эволюции типа схем, предложенных Ритцем (Rytz, 1936) и Зохари (Zohary, 1948). При этом установление подтриб, видимо, не столь необходимо, так как в какой-то мере представляет собой навязывание природе расчленения там, где она сама от этого отказывается. Важнее иметь общую картину эволюции и согласовать с ней линейное расположение родов. Если же для нужд практической систематики признавать подразделения внутри триб, они должны быть заведомо условными, искусственными и предельно дробными. Таким способом предлагаемую концепцию в настоящем можно сочетать, например, с системой крестоцветных Шульца (Schulz, 1936).

² Зохари (Zohary, 1948), видимо, правильно считает, что «столбиковая часть плода» — ошибочный термин и что эта часть развивается также из завязи.

³ Изучению трибы *Brassicaceae* посвящен цикл работ испанских ботаников (Gomez-Campo, Tortosa, 1974, 1975; Bengoechea, 1975; Clemente, 1975; Sobrino, 1975).

- Аветисян В. Е. (1966). Сем. *Brassicaceae*. Флора Армении, 5. — Аветисян В. Е. (1975). Некоторые комментарии к системе сем. *Brassicaceae*. Тез. докл. XII Междунар. бот. конгресса, Л. — Аветисян В. Е., Л. К. Манукян. (1966). Описание микроспор родов сем. *Brassicaceae*. Флора Армении, 5. — Алявдина А. А. (1931). Значение анатомии плодов и семян для систематики сем. *Cruciferae*. Ж. Русск. бот. общ., 16, 1 : 86—100. — Буш Н. А. (1904—1910). Сем. *Cruciferae*. Матер. флоры Кавказа, 3, 4. — Буш Н. А. (1939). Сем. *Cruciferae*. Флора СССР, VIII. — Войтенко В. Ф. (1968). Формы гетерокарпии в сем. *Brassicaceae* Вурт. и их эволюционная оценка. Бот. ж., 53, 10 : 1428—1439. — Войтенко В. Ф. (1970). Эколого-географический и филогенетический анализ гетерокарпии в пределах семейства крестоцветных. Бюлл. МОИП, отд. биол., 75, 3 : 77—84. — Кутачек М., К. Опличтилова. (1964). О распространении глюкобрасина, предшественника индолилацетонитрила, аксорбигена и родановых ионов в растениях сем. *Brassicaceae*. Физиол. раст., 11, 5 : 867—870. — Кууск В. В. (1961). Критические заметки о систематике крестоцветных (*Cruciferae*). Ежегодник общ. естествоисп. при АН ЭССР, 54 : 118—133. — Кууск В. В. (1964). Крестоцветные (*Cruciferae*) Эстонской ССР. Автореф. канд. дисс. Тарту. — Левина Р. Е. (1957). Способы распространения плодов и семян. — Луковникова Г. А. (1975). К хемотаксономии сем. *Brassicaceae*. Тез. докл. XII Междунар. бот. конгресса : 27. Л. — Родионова Г. Б. (1967). Сравнительно-эмбриологическое исследование семейства крестоцветных (*Cruciferae* Juss.). Автореф. канд. дисс. М. — Чигуряева А. А. (1973). Морфология пыльники семейства *Cruciferae*. В кн.: Морфология пыльников и спор современных растений : 93—98. Л. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Al-Shehbaz I. A. (1973). The biosystematics of the genus *Thelipodium* (*Cruciferae*). Contrib. Gray. Herb., 204 : 3—148. — Bauch R. (1941). Das Sattelgelenk der Brassiceen-Früchte, seine systematische Bedeutung. Zeitschr. f. Bot., 37, 5 : 193—238. — Bayer A. (1905). Beiträge zur systematischen Gliederung der Cruciferen. Beih. Bot. Centralbl., 18, 2 : 119—180. — Beck v. Managetta G. (1890). Einige Bemerkungen zur systematischen Gliederung unserer Cruciferen. Sitzungsber. d. Zool. Bot. Ges. Wien, 40. — Bengochea G. (1975). Morphological and anatomical characters of the seed in the tribe *Brassicaceae*. Abstr. XII Intern. Bot. Congress (IBC) : 209. — Clemente M. (1975). Morphogenesis of the heterocarpic fruits in the tribe *Brassicaceae*. Abstr. XII IBC : 211. — Czernohorsky Z. (1947). Graines des Cruciferes de Boheme. Op. Bot. Cech., 5 : 7—95. — De Candolle A. P. (1821). Reg. veg. syst. nat., 2. — Delaveau P. (1957, 1958). Multiplicité des heterosides á sevenol chez les Cruciferes; leur relation avec la physiologie et la taxonomie. Bull. Sc. Bot. France, 104, 3—4 : 148—152; 105, 5—6 : 224—226. — Dvořák F. (1972). Study of the evolutionary relationship of the tribe *Hesperideae*. Folia Fac. Sci. Univ. Brno, 13, biologia, 34, 4 : 1—82. — Dvořák F. (1973). The importance of the indumentum of the investigation of evolutionary relationship in the families *Brassicaceae*. Osterr. Bot. Zeitschr., 121 : 155—164. — Gomez-Campo C., M. E. Tortosa. (1974). The taxonomic and evolutionary significance of some juvenile characters in the *Brassicaceae*. Bot. J. Linn. Soc., 69, 2 : 105—124. — Gomez-Campo C., M. E. Tortosa. (1975). Leaf morphology and heteroblastic development in the *Brassicaceae*. Abstr. XII IBC : 215. — Hayek A. (1911). Entwurf eines Cruciferen-Systems auf phylogenetischer Grundlage. Beih. Bot. Centralbl., 27, 1 : 127—335. — Hedge I. C. (1976). A systematic and geographical survey of Old World *Cruciferae*. In: J. Vaughan, A. J. McLeod, M. B. G. Jones. The biology and chemistry of the *Cruciferae* : 1—46. — Hooker J. D. (1862). *Cruciferae*. In: G. Bentham et J. D. Hooker. Genera plantarum, 1 : 57—102. — Janchen E. (1942). Das System der Cruciferen. Österr. Bot. Zeitschr., 91 : 1—28. — Manton I. (1932). Introduction to the general cytology of the *Cruciferae*. Ann. Bot., 46, 183 : 509—556. — Moggi G. (1965). Osservazione tassonomiche e corologiche sulla *Hesperideae* (*Cruciferae*). Webbia, 20, 1 : 241—273. — Murley M. R. (1951). Seeds of *Cruciferae* of the Northeast North America. Amer. Mid. Nat., 46, 1 : 1—81. — Prantl K. (1891). *Cruciferae*. In: A. Engler u. K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3, 2 : 145—206. — Rollins R. C. (1939). Studies in the genus *Lesquerella*. Amer. J. Bot., 26 : 419—421. — Rollins R. C. (1963). The evolution and systematics of *Leavenworthia* (*Cruciferae*). Contrib. Gray. Herb., 192 : 3—98. — Rollins R. C. (1973). A reconsideration of *Thelipodium* Jaegeri. Contrib. Gray. Herb., 203 : 155—157. — Rollins R. C., L. Rüdénberg (1971). Chromosome numbers of *Cruciferae*. II. Contrib. Gray. Herb., 201 : 117—133. — Rollins R. C., E. Shaw. (1973). The genus *Lesquerella* (*Cruciferae*) in North America. — Rollins R. C., C. Banerjee. (1975). Atlas of the trichomes of *Lesquerella* (*Cruciferae*). — Rytz W. (1936). Systematische, ökologische und geographische Probleme bei der Brassiceen. Ber. Schweiz. Bot. Ges., 46 : 517—544. — Schulz O. E. (1936). *Cruciferae*. In: A. Engler u. K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2 Aufl. 17b : 227—658. — Sobrino E. (1975). Scanning electron microscope studies on the testu in *Brassicaceae*. Abstr. XII IBC : 20. — Vaughan J. G., J. M. Whitehouse. (1971). Seed structure and the taxonomy of the *Cruciferae*. Bot. J. Linn. Soc., 64 : 383—409. — Viorica I. (1970). Considera-

tii chemotaxonomice privind familia *Cruciferae*. Farmacia, 18, 4 : 199—207. — Z o-
h a r y M. (1948). Carpological studies in *Cruciferae*. Palest. J. Bot., 4, 3 : 158—165.

Ботанический институт АН АрмССР,
г. Ереван.

Получено 21 XI 1975.

S U M M A R Y

We have examined the tribes *Sisymbrieae*, *Hesperideae*, *Arabideae*, *Alysseae*, *Lepidieae* and *Brassicaceae* of the family *Brassicaceae* according to the system of Janchen (1942). The comparative analysis of the characters used by Janchen as well as the accumulated information on the number of chromosomes, structure of the spermoderm, pollen grains, embryology and chemistry has been made. The above tribes have been found to have no differences as to these characters with the only exception of *Brassicaceae*, differing from others by their two-parted fruits which in most cases correlate with along-laid cotyledons. On these grounds we came to the conclusion that the distinguishing of only two tribes — *Sisymbrieae* DC. s. l. (= *Sisymbrieae* s. s., *Hesperideae*, *Arabideae*, *Alysseae*, *Lepidieae*) and *Brassicaceae* is more natural. Thus interpreted both tribes show parallel rows of variability of the rest characters which reflect the parallelism of their evolution.

УДК 581.543 : 581.524.44 (571.511)

Н. М. Деева

**ФЕНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ЗАПАДНОГО ТАЙМЫРА**N. M. DEEVA. PHENOLOGICAL CHARACTERIZATION OF PLANT
COMMUNITIES OF WESTERN TAIMYR

Проведен анализ фенологического развития некоторых тундровых фитоценозов и их компонентов. Исследования проводились на Западном Таймыре в течение девяти полевых сезонов. Показано, что различия в сезонном развитии всех изученных фитоценозов в течение одного вегетационного периода невелики, тогда как разнородные отклонения в развитии одного и того же фитоценоза значительны. Определены сроки прохождения фенофаз в различные годы и выявлена амплитуда колебаний фенологических явлений.

Различные стороны жизнедеятельности растений зависят от постоянно изменяющихся в течение вегетационного периода условий среды. Наиболее наглядно эта зависимость прослеживается в прохождении растениями годичного цикла развития, в последовательной смене фенологических фаз.

Благодаря особым условиям жизни растений в Арктике их фенология привлекала внимание многих исследователей. Наиболее полные обзоры отечественной и зарубежной литературы по этому вопросу даны в работах В. Д. Александровой (1961) и В. Ф. Шамурина (1966а). В последнее время в соответствии с Международной Биологической Программой фенологические исследования наиболее распространенных тундровых видов растений проводились во многих странах. Но пока опубликована лишь небольшая часть этих работ (Wielgolaski, 1974, 1975; Wielgolaski, Kärenlampi, 1975). Ранее при изучении фенологии растений в тундровой зоне основной акцент делали на отдельные виды, тогда как исследованию сезонного развития фитоценозов не уделялось должного внимания. Необходимость же в подобных работах диктуется в первую очередь их значением при исследовании продуктивности растительных сообществ. Имеются лишь единичные данные по фенологии сообществ; среди них отметим обстоятельные работы Шамурина (1960, 1966а), в которых дается яркое описание смены аспектов. Он изучил сезонное развитие следующих фитоценозов района бухты Тикси: пятнистая разнотравно-мохово-дриадовая, щербистая разнотравно-злаково-дриадовая и мохово-кассиоповая тундры. Интересные сведения по фенологическому развитию фитоценозов о. Б. Ляховского (Новосибирские острова) содержатся в статьях В. Д. Александровой (1960, 1961), В. Д. Александровой, Н. Г. Жадринской (1963). Их наблюдениями были охвачены три сообщества: кочковато-пятнистая злаково-ожигово-кустарничково-моховая тундра, полигональная мохово-разнотравная тундра и злаково-пушицевое болото. Данные по сезонному развитию четырех фитоценозов (тундр и редколесий) окрестностей г. Норильска приводит Н. Г. Москаленко (1966).

Полученные нами данные многолетних наблюдений дополняют сведения о сезонном развитии тундровых фитоценозов.

Цель настоящей статьи — осветить результаты исследования фенологического развития основных растительных сообществ на Таймырском биогеоценологическом стационаре АН СССР, расположенном в среднем

течении р. Пясины, в окрестностях пос. Тарей. Работа проводилась в 1967—1975 гг.¹ Отметим, что на Крайнем Севере столь длительные фенологические наблюдения за отдельными фитоценозами еще нигде и никогда не проводились.

Климатические условия района исследования можно представить по данным метеостанции Усть-Тарей, находящейся в 30 км от пос. Тарей (Справочник по климату советской Арктики, 1973). Среднегодовая температура воздуха составляет -13.4° , средняя температура января -31.3 , июля 10.5° . Положительные среднесуточные температуры наблюдаются с середины июня до середины сентября. В течение короткого лета бывают и очень теплые дни: абсолютный максимум в Усть-Тарее равен 29° . Среднегодовое количество осадков 297 мм. Снежный покров устанавливается с начала октября, глубина его на водоразделах около 40 см. Таяние снега начинается в первых числах июня.

Район исследования относится к подзоне типичных тундр (Александрова, 1971; Матвеева и др., 1973). Детальное описание растительности окрестностей стационара дано в статье Н. В. Матвеевой и др. (1973). Основными чертами растительности являются сравнительно богатый флористический состав сообществ, значительная сомкнутость растительного покрова, комплексность и мозаичность. Зональный тип представляют дриадово-осоково-моховые мелкобугорковые и пятнистые тундры.

Мелкобугорковые тундры занимают плоские участки водоразделов и пологие склоны увалов. Нанорельеф здесь хорошо развит и представлен бугорками высотой 10—12 и диаметром 15—30 см. Бугорки разделены узкими извилистыми ложбинками шириной 15—20 см. Из цветковых здесь доминируют *Carex ensifolia* (Turcz. ex Gorodk.) V. Krecz. ssp. *arctisibirica* Jurtz. и *Dryas punctata* Juz.² Сплошное покрытие почвы растительностью создается в основном за счет обильного развития мхов.

Пятнистые тундры приурочены к плоским участкам вдоль края коренного берега р. Пясины и отличаются более дренированными почвами по сравнению с мелкобугорковыми тундрами. Особенностью этих тундр является наличие пятен голого грунта и в связи с этим неполная сомкнутость растительного покрова. Благодаря нанорельефу, представленному здесь тремя элементами (пятна, валики, ложбинки), растительность в пятнистых тундрах более пестрая. По составу доминантов эти тундры не отличаются от мелкобугорковых.

В верховьях долин ручьев, многочисленных в этом районе, образуются своеобразные растительные комплексы. Микрорельеф представлен сочетанием нечетко выраженных полигонов диаметром 15—30 м и разделяющих их вытянутых мочажин шириной 0.5—0.6 м и глубиной 20—40 см. Особенностью растительного покрова является сочетание двух различных по своей природе элементов комплекса — тундрового на повышениях и болотного в понижениях микрорельефа. Тундровый элемент комплекса выделяется высоким обилием кустарников.

Значительные пространства в описываемом районе занимают полигональные болота. Полигоны болот многоугольной формы, диаметром 15—20 м, опоясаны валиком шириной 1.0—1.5 м. Полигоны отделены друг от друга мочажинами шириной 1.5—2.0 м. Растительность центральных частей полигонов в высокой степени однородна. Из цветковых здесь доминируют *Carex stans* Drej., *C. chordorrhiza* Ehrh., *Hierochloë pauciflora* R. Br., *Eriophorum angustifolium* Honck., *Salix reptans* Rupr. На валиках развивается растительность, близкая к тундровой.

Растительность материкового склона правого берега Пясины, имеющего южную экспозицию, пестра и неоднородна. Склон сильно изрезан оврагами. Нанорельеф образован плоскими бугорками диаметром 0.4—

¹ Фенологические данные за 1967, 1968 и 1970 гг. представлены в наше распоряжение Т. Г. Полозовой.

² Названия видов растений приведены по «Арктической флоре СССР» (тт. I—VII) и «Флоре СССР».

0.8 м, которые разделены трещинами глубиной 0.2—0.5 м. Хотя в целом условия для произрастания растений на материковом склоне наиболее благоприятны, он отличается большим разнообразием довольно контрастных местообитаний. В верхних частях склонов развиты разнотравно-дриадовые, в нижних — злаково-разнотравные, в ложбинах и на северных склонах — разнотравно- и ивняково-моховые растительные группировки. Почти все сообщества берегового склона отличаются высоким видовым разнообразием.

Фенологические наблюдения проводились на постоянных площадках размером 100 м² в следующих фитоценозах: дриадово-осоково-моховой пятнистой и мелкобугорковой тундрах, болотно-тундровом комплексе, на полигональном болоте, а также в разнотравных и других группировках крутого склона коренного берега. В процессе наблюдений через каждые 3—4 дня регистрировалось наступление фенологических фаз. Отмечались следующие фазы: вегетация, бутонизация, цветение, плодоношение, обсеменение. Термин «вегетация» обозначает здесь фазу фенологического развития, но, как известно, он имеет и другой смысл, служа для обозначения общего процесса сезонного роста и развития (см., например, Беспалова, Борисова, 1963). Наблюдениями были охвачены все виды, встречающиеся в пределах площадок, при этом учитывалась вся совокупность генеративных побегов.

Сезонное развитие — важный признак фитоценозов. Б. А. Тихомиров (1956а: 552) отмечает, что «смена структуры во времени, в частности по сезонам года. . . — одна из характерных особенностей растительных сообществ. Сезонные изменения последних вызваны различными биологическими свойствами компонентов (ритмами развития), а также сменами в экологической обстановке в течение года (температура, освещенность и т. д.)».

Прежде чем перейти к рассмотрению сезонного развития растений, кратко охарактеризуем микроклиматические условия в исследованных фитоценозах. Необходимость проведения микроклиматических наблюдений для изучения развития арктических растений неоднократно подчеркивали различные авторы (Bliss, 1956; Warren-Wilson, 1957; Тихомиров и др., 1960; Медведев, 1964; Шамурин, 1966б). Микроклимат трех типов тундр района Таймырского стационара описан в работе Е. Н. Романовой (1971).

Микроклиматические наблюдения проводились нами рядом с участками, где выполнялись фенологические наблюдения. Измерялась температура на различных уровнях вертикального профиля — воздуха на уровне 2 м, поверхности моховых дернин, а также почвы на глубинах 5, 10, 15 и 20 см. Выявлен резко выраженный вертикальный градиент температур в дневные часы теплых солнечных дней. В дни с высокой интенсивностью солнечной радиации разница между температурой воздуха на уровне 2 м и температурой дернин может достигать 25°. Было проведено сравнение термического режима почв исследованных участков. Оказалось, что почвы разных типов тундр в одни и те же сроки наблюдений прогреваются неодинаково. При всех изученных типах погоды самыми теплыми являются хорошо дренированные почвы южных склонов коренного берега. Их лучшему прогреванию способствуют больший приток прямой радиации, более легкий механический состав супесчаных почв, а также слабое развитие мохового покрова. Почвы пятнистой тундры немного холоднее, чем южных склонов. Остальные типы тундр располагаются в следующей последовательности (в направлении понижения температуры почв): мелкобугорковая тундра, полигональное болото, болотно-тундровый комплекс. Ниже на основании данных 1974 и 1975 гг. приводятся результаты сравнения температуры почв всех участков на глубине 5 см только при двух типах погоды: I тип — солнечная теплая со слабым ветром, II тип — пасмурная холодная также с небольшим ветром. За основу сравнения была взята температура почвы южного склона. При погоде I типа почвы пятнистой тундры холоднее почв склона в дневные часы на 4—6, в ночные —

на 2—4°, почвы мелкобугорковой тундры днем холоднее на 5—8, ночью — на 4—6°. В полуденные часы температура почвы полигонального болота ниже температуры почвы склона на 5—8°, почти таких же значений достигает температурная разность в ночные часы. Еще холоднее почвы болотно-тундрового комплекса. Разность в температурах почвы на глубине 5 см между этим комплексом и склоном составляет в дневные часы 6—10°. При погоде II типа суточные изменения температуры почвы слабо выражены. Почвы пятнистой тундры на глубине 5 см холоднее почв склона южной экспозиции на 1—3°, почвы мелкобугорковой тундры — на 2—4, почвы болота и болотно-тундрового комплекса — на 3—5°.

Сравнение температуры поверхности мохового покрова разных типов тундр показало, что она наиболее высока также на южных склонах берега реки. В солнечные дни с высокой температурой воздуха (20—25°) поверхность дернин прогревается здесь до 40°. В то же время температура поверхности моховых дернин в пятнистой тундре на несколько градусов ниже. Еще ниже температура поверхности мощного мохового покрова полигонального болота и болотно-тундрового комплекса (иногда на 10—12° по сравнению с таковой склонов). В пасмурные и холодные дни температурные различия поверхности моховых дернин разных типов тундр сглаживаются.

Рассмотрим основные особенности сезонного развития растительных сообществ. Как уже указывалось, в наиболее благоприятных условиях находятся растения южных склонов берега р. Пясины. Начальные фазы фенологического развития растений, и в первую очередь возобновление вегетации, зависят от мощности снежного покрова и времени его схода. В литературе не раз отмечалась роль снежного покрова как важного экологического фактора в сезонном развитии растений (Зубков, 1935; Толмачев, 1939; Тихомиров, 1956б; Александрова, 1960, и др.). Береговые склоны реки отличаются крайне неравномерным распределением снега — от его полного отсутствия у самого края террасы до толщины в несколько метров в нижних частях склонов и оврагах. Выпуклые участки склонов освобождаются от снега в годы с малоснежными зимами к началу июня, в годы с обильными снегопадами — к середине июня. В оврагах, сильно изрезывающих коренной берег, снежный покров сохраняется примерно до середины июля.

Начало вегетации растений наблюдается почти сразу же после схода снега. Раньше других, еще при отрицательных среднесуточных температурах воздуха (на высоте 2 м), но положительных на поверхности мохового покрова, начинается вегетация растений разнотравных сообществ южных склонов. Несколькими днями позже начинают вегетировать растения дриадово-осоково-моховой пятнистой тундры. Глубина снежного покрова здесь не превышает 20 см, снег сходит почти на неделю позже, чем на гребнях материкового склона. В период пробуждения к жизни растений южных склонов и пятнистых тундр нередки снегопады. В ночные часы температура поверхности растительных дернин постоянно ниже 0°, но в полуденные часы солнечных дней она может подниматься до 20° и более. В дриадово-осоково-моховой мелкобугорковой тундре, где глубина снежного покрова зимой достигает 40 см, а окончательное стаивание его происходит на 10—20 дней позже, чем на береговых гребнях, возобновление вегетации в годы с теплыми веснами отмечено к концу второй декады июня, в годы с холодными веснами — к концу третьей. В мелкобугорковой тундре растения начинают вегетировать уже при положительных среднесуточных температурах как воздуха, так и поверхности моховых дернин, но еще при частых ночных заморозках. Здесь, как и в названном выше фитоценозе, первыми начинают вегетацию *Dryas punctata*, *Carex ensifolia*, *Luzula nivalis*. Еще позже начинают вегетировать растения полигонального болота и болотно-тундрового комплекса. Глубина снежного покрова на болоте и в комплексе порядка 60 см, снег сходит на 15—30 дней позже, чем на гребнях склона. В годы с ранним сходом снега возобновление вегетации в этих сообществах отмечено

к 20 VI, на 10 дней позже по сравнению с разнотравными фитоценозами, в годы с поздним сходом — к концу первой декады июля, почти через месяц после возобновления вегетации растений южных склонов. Растения болота и болотно-тундрового комплекса начинают развитие при более благоприятных условиях, когда температура поверхности мохового покрова уже нерегулярно, а в некоторые годы очень редко опускается ниже 0°. Здесь рано начинают вегетацию *Eriophorum angustifolium*, *Carex stans* и др.

Время возобновления вегетации определяет наступление и последующих фаз фенологического развития. Первые цветущие в районе стационара растения появляются в разнотравных сообществах на южных склонах в середине июня. В годы с холодными веснами они отмечены десятью днями позже. В табл. 1 приведены сроки появления цветущих

ТАБЛИЦА 1

Сроки появления первых цветущих растений в различных фитоценозах в 1967—1975 гг.

Фитоценоз	1967	1968	1972	1973	1974	1975
Разнотравное сообщество южного склона	22 VI	26 VI	До 19 VI*	—	15 VI	15 VI
Пятнистая тундра	30 VI	5 VII	25 VI	—	5 VII	25 VI
Мелкобугорковая тундра	5 VII	10 VII	25 VI	14 VII	14 VII	25 VI
Полигональное болото	5 VII	14 VII	30 VI	18 VII	22 VII	5 VII
Болотно-тундровый комплекс	—	14 VII	30 VI	18 VII	22 VII	30 VI

* Наблюдения начаты 19 VI.

растений в данном и других исследованных сообществах за ряд лет. Самым раноцветущим растением является *Thlaspi cochleariforme* DC., вслед за ним зацветает *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge, спустя еще несколько дней появляются первые цветущие экземпляры *Salix arctica* Pall., *Oxytropis nigrescens* (Pall.) Fisch., *Oxyria digyna* (L.) Hill. Цветение весенних растений происходит при частых снегопадах.

Растения в пятнистой тундре по сравнению с разнотравными фитоценозами зацветают на 10 дней позже в годы с дружными веснами (25 VI), а в годы с затяжными веснами позже на 20 дней (5 VII). Здесь раньше других зацветают *Salix arctica*, *S. polaris* Wahlenb., *Draba micropetala* Hook., *Parrya nudicaulis* (L.) Regel, *Carex ensifolia*. В мелкобугорковой тундре в теплые весны цветущие растения появляются в те же сроки, что и в пятнистой, в холодные — лишь к середине июля (14 VII), с почти месячным запаздыванием по сравнению с разнотравными фитоценозами. В мелкобугорковой тундре рано зацветают *Draba pilosa* DC., *Eriophorum vaginatum* L., *E. angustifolium*, *Salix reptans*, *Luzula nivalis*.

На полигональном болоте и в болотно-тундровом комплексе растения зацветают в ранние весны к началу июля, в поздние — в конце второй или в начале третьей декады этого месяца. В этих сообществах по сравнению с разнотравными цветение растений задерживается в зависимости от погодных условий разных лет на 15—40 дней. При благоприятных для развития условиях к 5 VII в центральной части полигона зацветают *Caltha arctica* R. Br. s. str. и *Eriophorum angustifolium*, а на опоясывающих полигоны валиках — ивы *Salix reptans*, *S. pulchra* Cham. Вслед за ними зацветают *Betula nana* L., *Luzula nivalis*.

Резкое повышение количества цветущих растений связано с подъемом температуры. Максимум цветущих в фитоценозах видов обычно совпадает с сезонным температурным максимумом (рис. 1 и 2).

Во всех исследованных сообществах максимумы цветения в каждом году достигаются почти одновременно (табл. 2). Наибольшая разница

в положении максимума в разных фитоценозах за все годы наблюдений была порядка 10 дней. При благоприятных условиях первой половины вегетационного периода максимальное число цветущих в сообществах видов отмечено к середине июля, при низких температурах — к концу июля—началу августа. Скорость зацветания растений определяется температурным фактором. В годы с теплыми веснами максимум цветения в разнотравных сообществах отмечен почти через месяц после появления первых цветущих растений, в годы с холодными веснами — через 40 дней. Зацветание растений в пятнистой и мелкобугорковой тундрах более дружное. В пятнистой тундре максимум цветения растений наступает в зависимости от погодных условий года через 10—20 дней после начала цветения. Более быстрое его наступление отмечается чаще на полигональном болоте и в болотно-тундровом комплексе, в среднем через 10 дней от начала цветения.

ТАБЛИЦА 2

Сроки максимумов цветения растений в различных фитоценозах в период 1967—1975 гг.

Фитоценоз	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975
Разнотравное сообщество южного склона	—	—	—	—	—	14 VII	27 VII	27 VII	15 VII
Пятнистая тундра	10 VII	25 VII	—	25 VII	25 VII	14 VII	22 VII	27 VII	15 VII
Мелкобугорковая тундра	10 VII	25 VII	—	25 VII	25 VII	14 VII	22 VII	27 VII	15 VII
Полигональное болото	10 VII	5 VIII	14 VII	20 VII	25 VII	14 VII	27 VII	29 VII	15 VII
Болотно-тундровый комплекс	—	5 VIII	14 VII	31 VII	31 VII	14 VII	27 VII	1 VIII	15 VII

Продолжительность периода цветения растений определяется температурными условиями и изменяется в разнотравных сообществах южного склона почти от двух месяцев в теплые годы до трех в холодные. В остальных сообществах общий период цветения растений в благоприятные для развития годы немногим более месяца, в холодные — около двух, причем часть растений уходит под снег в цветущем состоянии.

На рис. 2 представлены кривые цветения растений различных фитоценозов за 1974 г. Анализ кривых за данный и другие годы показывает, что, несмотря на имеющиеся в каждый вегетационный период различия в сроках появления первых цветущих растений, максимальное количество их во всех исследованных фитоценозах приходится на одни и те же или очень близкие сроки. Кривые цветения разных сообществ имеют некоторые общие черты. Так, наблюдается большее сходство восходящих ветвей кривых по сравнению с нисходящими. Все кривые имеют крутой подъем и более пологий спад. Это объясняется тем, что цветение большей части видов тундровых фитоценозов сдвинуто к началу вегетационного периода. На резкую асимметричность кривых цветения фитоценозов окрестностей г. Норильска указывает Москаленко (1966). Более значительно различаются между собой кривые цветения каждого отдельного фитоценоза в разные годы. Здесь разногодичные отклонения в положении всех кардинальных точек значительно превышают различия, наблюдаемые в один и тот же год между разными фитоценозами. На рис. 3 приведены кривые цветения растений дриадово-осоково-моховой пятнистой тундры за ряд лет. В некоторые годы кривые цветения двувершинные. Второй, гораздо менее выраженный пик цветения обязан своим появлением поздноцветущим видам растений, особенно злакам, у которых прохождение начальных фаз фенологического развития замедленно.

Первые плодоносящие, так же как и первые цветущие, растения появляются в разнотравных фитоценозах. Данные о сроках появления

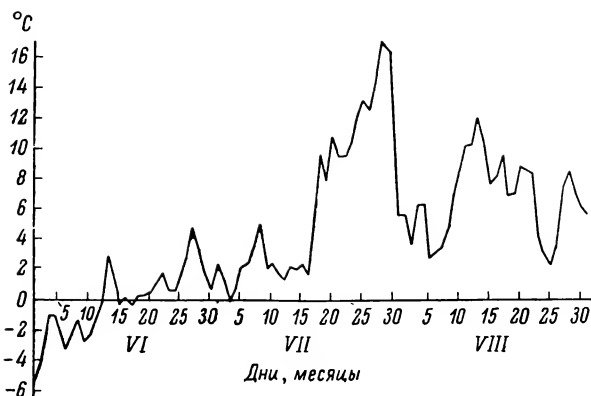


Рис. 1. Ход среднесуточных температур воздуха в вегетационный период 1974 г.

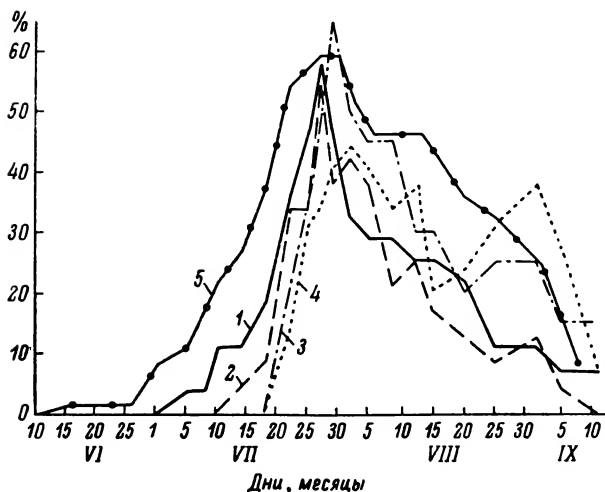


Рис. 2. Кривые цветения различных фитоценозов в вегетационный период 1974 г.

1 — дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, 2 — дриадово-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, 3 — полигональное болото, 4 — болотно-тундровый комплекс, 5 — разнотравные группировки берегового склона. По оси абсцисс — даты наблюдений; по оси ординат — процент видов растений, находящихся в фазе цветения.

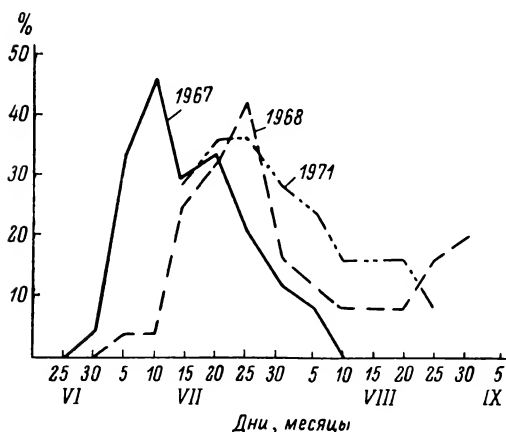


Рис. 3. Кривые цветения дриадово-осоково-моховой пятнистой тундры в 1967, 1968, 1971 гг.

Обозначения те же, что на рис. 2.

плодоносящих растений в разных фитоценозах за ряд лет представлены в табл. 3. В разнотравных сообществах в теплые годы плодоносящие экземпляры ярутки *Thlaspi cochleariforme* встречаются уже 5 VII. Чуть позже завязываются плоды у других ранццветущих видов: *Eritrichium villosum*, *Parrya nudicaulis*, *Draba parvisiliquosa* Tolm. Холодным летом плодоношение растений начинается на две недели позже.

У растений пятнистой тундры плодоношение начинается в среднем на несколько дней позже. В теплые летние сезоны к концу первой декады июля образуются плоды у *Salix arctica*, *S. polaris*, *Carex ensifolia*. Вслед за ними начинают плодоносить *Luzula confusa* Lindb., *L. nivalis*, *Juncus*

ТАБЛИЦА 3

Сроки появления первых плодоносящих растений в различных фитоценозах в период 1967—1975 гг.

Фитоценоз	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975
Разнотравное сообщество южного склона	5 VII	20 VII	—	15—20 VII	20 VII	4 VII	15 VII	5 VII	25 VI
Пятнистая тундра	10 VII	20 VII	15 VII	20 VII	20 VII	8 VII	18 VII	18 VII	10 VII
Мелкобугорковая тундра	10—14 VII	25 VII	15 VII	31 VII	25 VII	14 VII	22 VII	22 VII	10 VII
Полигональное болото	10 VII	25 VII	15 VII	25 VII	20 VII	14 VII	27 VII	29 VII	10 VII
Болотно-тундровый комплекс	—	25 VII	15 VII	20 VII	20 VII	14 VII	27 VII	29 VII	10 VII

biglumis L. В неблагоприятные для развития годы первые плодоносящие растения отмечены на 10 дней позже.

Еще позже появляются растения с завязавшимися плодами в мелкобугорковой тундре. В теплые годы в середине июля начинают плодоносить раноцветущие виды растений фитоценоза. В холодные годы у растений плодоношение начинается в конце июля, тогда как в теплые к этому времени уже достигается максимум плодоношения.

На полигональном болоте и в болотно-тундровом комплексе плодоносящие растения отмечены как раньше, так и позже, а иногда — в те же самые сроки, что в мелкобугорковой и пятнистой тундрах. Здесь первыми начинают плодоносить все раноцветущие виды растений. В холодные годы начало плодоношения смещается на две недели.

Быстрое увеличение количества видов растений, находящихся в фазе плодоношения, наблюдается со второй половины июля; число их достигает максимума в конце июля—начале августа в теплые годы, а в холодные — лишь в конце августа—начале сентября. Во всех сообществах максимумы плодоношения в один и тот же год достигаются одновременно или в близкие сроки (табл. 4). Продолжительность периода от начала

ТАБЛИЦА 4

Сроки максимумов плодоношения растений в различных фитоценозах в 1967—1975 гг.

Фитоценоз	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975
Разнотравное сообщество южного склона	—	—	—	—	—	8 VIII	20 VIII	2 IX	30 VII
Пятнистая тундра	25 VII	20 VIII	25 VII	15 VIII	5 VIII	5 VIII	25 VIII	25 VIII	30 VII
Мелкобугорковая тундра	31 VII	25 VIII	25 VII	15 VIII	15 VIII	8 VIII	20 VIII	2 IX	30 VII
Полигональное болото	31 VII	15 VIII	25 VII	10 VIII	15 VIII	4 VIII	20 VIII	5 IX	30 VII
Болотно-тундровый комплекс	—	15 VIII	25 VII	10 VIII	5 VIII	8 VIII	20 VIII	5 IX	5 VIII

до максимума плодоношения в разнотравных сообществах в теплое лето немногим более месяца, в холодное — два месяца. В остальных сообществах в зависимости от погодных условий года максимум плодоношения был отмечен через 10—40 дней после появления первых растений с завязавшимися плодами. На полигональном болоте и в болотно-тундровом

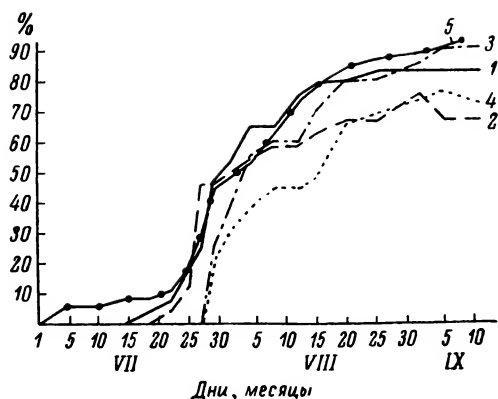


Рис. 4. Кривые плодоношения различных фитоценозов в вегетационный период 1974 г.

1 — дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, 2 — дриадово-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, 3 — полигональное болото, 4 — болотно-тундровый комплекс, 5 — разнотравные группировки берегового склона. По оси абсцисс — даты наблюдений; по оси ординат — процент видов растений, находящихся в фазе плодоношения.

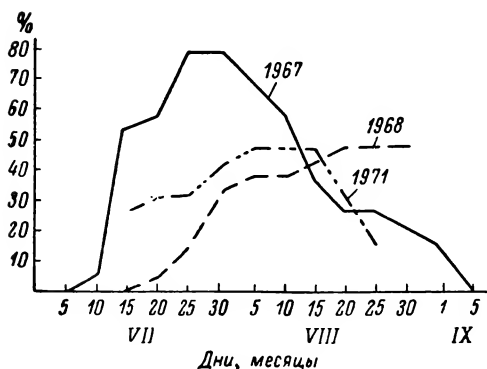


Рис. 5. Кривые плодоношения дриадово-осоково-моховой пятнистой тундры в 1967, 1968, 1971 г.

Обозначения те же, что на рис. 4.

комплексе чаще, чем в других фитоценозах, наблюдается более быстрое его наступление, в среднем через 20 дней от начала плодоношения.

Общий период плодоношения растений в разнотравных фитоценозах на южных склонах около двух месяцев теплым летом, и около трех — холодным; в остальных сообществах плодоношение растений в годы с высокими температурами немного больше двух.

При рассмотрении кривых плодоношения вырисовывается примерно та же картина, что и для кривых цветения. Выявляется их значительное сходство для всех изученных фитоценозов в один и тот же год. На рис. 4 приведены такие кривые для разных сообществ за 1974 г. Первые плодоносящие растения появляются в разных фитоценозах неодновременно, тем не менее максимумы плодоношения во всех сообществах отмечены почти в одно и то же время. Характер же и положение основных точек кривых плодоношения каждого фитоценоза из года в год значительно меняются. Об этом можно судить по представленным на рис. 5 кривым плодоношения растений пятнистой тундры.

Первые растения со зрелыми плодами во всех исследованных фитоценозах появляются одновременно или в близкие сроки (табл. 5). В течение девятилетнего периода наблюдений лишь однажды между фитоценозами наблюдалась двухнедельная разница в сроках появления первых обсеменяющихся растений. В теплые годы обсеменение начинается в конце июля—начале августа, в холодные — в конце августа—начале сентября.

В разнотравных группировках южных склонов первыми начинают обсеменяться *Salix arctica*, *S. polaris*, *Ranunculus borealis* Trautv., *Saxifraga nivalis* L., *Oxytropis middendorffii* Trautv. и др. В пятнистой тундре рано созревают плоды у уже названных видов ив, а также у *Juncus biglumis*, *Pedicularis oederi* Vahl, *Sagina intermedia* Fenzl; в мелкобугорковой тундре — у *Eriophorum angustifolium*, *E. vaginatum*, *Salix reptans*, *Pedicularis hirsuta* L., *Dryas punctata*. На полигональном болоте и в болотно-тундровом комплексе раньше других начинают обсеменяться *Salix pul-*

ТАБЛИЦА 5

Сроки появления первых растений со зрелыми плодами в различных фитоценозах в 1967—1975 гг.

Фитоценоз	1967	1969	1971	1972	1973	1974	1975
Разнотравное сообщество южного склона	31 VII	31 VII	5 VIII	4 VIII	20 VIII	20 VIII	31 VII
Пятнистая тундра	31 VII	31 VII	5 VIII	8 VIII	15 VIII	25 VII	31 VII
Мелкобугорковая тундра	31 VII	10 VIII	10 VIII	15 VIII	20 VIII	5 IX	5 VIII
Полигональное болото	31 VII	5 VIII	5 VIII	15 VIII	20 VIII	5 IX	5 VIII
Болотно-тундровый комплекс	—	31 VII	5 VIII	4 VIII	20 VIII	20 VIII	31 VII

chra, *Caltha arctica*, *Chrysosplenium alternifolium* L. и некоторые другие из уже называвшихся видов.

В годы с теплым летом максимум обсеменяющихся растений в различных сообществах отмечен в конце второй декады августа. В конце вегетационного периода семена созревают у подавляющего большинства видов растений, а некоторые из них успевают и обсемениться до выпадения снега. Е. А. Ходачек (1974), проводившая тщательные исследования плодоношения и обсеменения растений в окрестностях Таймырского биогеоценологического стационара, отмечает, что от 12 до 50% видов даже в теплые годы не заканчивают обсеменение в текущем сезоне. Их обсеменение продолжается зимой и завершается весной или летом следующего года. В годы с неблагоприятным термическим режимом максимум обсеменения растений в сообществах сдвигается на конец вегетационного периода, причем обсеменение начинается лишь у незначительной части видов, а некоторые поздноцветущие растения уходят в зиму даже в фазе цветения. Так, в 1968 г. в фазе цветения ушли под снег *Poa arctica* R.Br., *Festuca brachyphylla* Schult., *Saxifraga spinulosa* Adams. В одном вегетационном периоде в зависимости от температурных условий продолжительность обсеменения растений во всех сообществах составляет месяц—полтора.

Многолетние стационарные наблюдения позволили сделать некоторые выводы о регулярности созревания плодов у разных видов растений. По этому признаку все виды объединены в три группы.

Первая группа представлена растениями, которые из года в год (за очень редким исключением) дают зрелые семена. Это *Salix arctica*, *S. polaris*, *S. reptans*, *S. pulchra* и другие виды ив, мытники — *Pedicularis oederi*, *P. hirsuta*, *P. sudetica* Willd., *P. verticillata* L., а также *Dryas punctata*, *Thlaspi cochleariforme*, *Draba parvisiliquosa*, *Juncus biglumis*, *Lloydia serotina* (L.) Rchb., *Luzula confusa*. В основном, это растения, зацветающие весной или в начале лета, с периодом плодоношения порядка 3—5 недель.

Наиболее многочисленной оказалась вторая группа растений, образующих зрелые семена более или менее регулярно (за девятилетний период зрелые семена у каждого вида были отмечены 5—6 раз). Плоды у таких растений вызревают не только в наиболее благоприятные, но и в средние по метеорологическим условиям годы. Эта группа объединяет следующие виды: *Koeleria asiatica* Domin, *Carex ensifolia*, *Betula nana*, *Cerastium maximum* L., *Erysimum pallasii* (Pursh) Fern., *Oxytropis middendorffii*, *Polemonium boreale* Adams, *Senecio atripurpureus* (Ledeb.) B. Fedtsch. Растения данной группы значительно различаются по темпам прохождения фаз фенологического развития. Некоторые растения зацветают в начале лета и имеют период плодоношения 5—7 недель, другие начинают цвести в середине лета и плодоносят 3—4 недели. В этой же группе есть растения, зацветающие в конце лета, но отличающиеся очень быстрым созреванием плодов.

Третья группа, представленная растениями, у которых зрелые плоды появляются только в самые теплые вегетационные периоды, включает *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Poa arctica* R. Br., *P. glauca* Vahl, *Dupontia fisheri* R. Br., *Astragalus subpolaris* Boriss. et Schischk., *Artemisia tilesii* Ledeb. В основном это поздноцветущие растения. Во флоре района имеются и такие виды, которые никогда не проходят полного цикла генеративного развития и не образуют зрелых семян, например *Pyrola grandiflora* Råd., *Ledum decumbens* (Ait.) Small. Некоторые же виды постоянно находятся только в вегетативном состоянии. Эти растения требуют большого количества тепла как для наступления, так и для завершения всех репродуктивных фаз. Обобщая все сказанное, отметим, что наиболее важными факторами, влияющими на фенологическое развитие растений, являются снежный покров, температура поверхности мохового покрова и верхних горизонтов почвы. Некоторые исследователи также указывают на определяющее значение этих факторов (Holway, Ward, 1965; Wielgolaski, Kärenlampi, 1975; Wielgolaski, 1975). Более позднее стаивание снега вызывает и более позднее прохождение фенологических фаз. Именно это в первую очередь определяет различия между фитоценозами на начальных этапах сезонного развития. В более влажных тундрах в связи с более поздним сходом снега и низкими температурами наблюдается запаздывание в ходе фенологических явлений. Тем не менее в сезонном развитии всех исследованных сообществ имеется довольно значительное сходство. В каждый вегетационный период различия в фенологическом состоянии всех фитоценозов уменьшаются в направлении от начальных фаз к конечным. Так, в один и тот же год различия между фитоценозами во времени появления первых цветущих растений превышают разницу во времени появления первых плодоносящих растений, а обсеменение растений разных сообществ чаще всего начинается почти одновременно. Максимумы цветения растений также достигаются примерно в одни и те же сроки во всех фитоценозах. То же можно сказать о максимумах плодоношения и обсеменения. Большое сходство сезонного развития всех фитоценозов со второй половины вегетационного периода, несмотря на начальные различия, объясняется тем, что в видовом составе сообществ, характеризующихся поздним началом развития, преобладают виды, быстро проходящие все и особенно первые фенологические фазы. Разногодичные же колебания в сезонном развитии каждого фитоценоза значительны. В теплые годы ускоряется прохождение фенофаз и преобладающая часть видов растений успевает закончить полный цикл генеративного развития. В холодные годы наблюдается обратная картина. Особенно велики разногодичные сдвиги в положении максимума цветения (до 30 дней в болотно-тундровом комплексе) и максимума плодоношения (до 40 дней на полигональном болоте).

Наши исследования позволяют сделать следующие выводы:

1. Основные растительные сообщества района исследования по характеру развития сходны между собой. Это сходство является следствием малого разнообразия растений по темпам фенологического развития. Тундровые растения являются коротковегетирующими, почти все они характеризуются быстрым развитием после снеготаяния и дружным прохождением фенологических фаз. Общность характера сезонного развития разных фитоценозов отражается в сходстве кривых цветения, плодоношения и обсеменения.

2. Метеорологические условия вызывают существенные сдвиги в сроках наступления фенологических явлений. Разногодичные колебания в сезонном развитии каждого из исследованных фитоценозов значительны.

Автор выражает благодарность научному руководителю Б. А. Тихомирову, а также Т. Г. Полозовой и Е. А. Ходачек за ценные советы и всестороннюю помощь.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. (1960). Фенология растений и сезонные аспекты в подзоне арктических тундр. Тр. фенолог. совещания 1957 г. Л. — Александрова В. Д. (1961). Сезонная динамика растительных сообществ в Арктике. Проблемы Севера, 4. — Александрова В. Д. (1971). Опыт анализа структуры растительного покрова на границе фитоценозов пятнистой и бугорковой тундры в Западном Таймыре. Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, 1. — Александрова В. Д., Н. Г. Жадринская. (1963). Смены аспектов в тундрах острова Большого Ляховского. Тр. н.-иссл. инст. Арктики и Антарктики, 224. — Беспалова З. Г., И. В. Борисова. (1963). Фенологические наблюдения в степных сообществах с учетом морфологии и биологии растений. Бот. ж., 48, 9. — Зубков А. И. (1935). Продолжительность вегетационного периода на Северном острове Новой Земли. *Arctica*, 3. — Матвеева Н. В., Т. Г. Полозова, Л. С. Благодатских, Е. В. Дорогостайская. (1973). Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского стационара. Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, 2. — Медведев П. М. (1964). Роль тепла и влаги для жизни растений в трудных климатических условиях (на примере Хибинских гор). — Москаленко Н. Г. (1966). Сезонное развитие некоторых фитоценозов лесотундры Средней Сибири (по материалам района Норильска). Автореф. дисс. М. — Романова Е. Н. (1971). Микроклимат тундр в районе Таймырского стационара. Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, 1. — Справочник по климату советской Арктики. (1973). II, III. — Тихомиров Б. А. (1956а). Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. Сборник работ по геоботанике, лесоведению, палеогеографии и флористике. — Тихомиров Б. А. (1956б). Снежный покров тундры и его влияние на распределение растительности. В кн.: Снег и талые воды. — Тихомиров Б. А., В. Ф. Шамурин, В. С. Степа. (1960). Температура арктических растений. Изв. АН СССР, сер. биол., 3. — Толмачев А. И. (1939). О некоторых закономерностях распределения растительных сообществ в Арктике. Бот. ж. СССР, 24, 5—6. — Ходачек Е. А. (1974). Семенная продуктивность арктических растений в фитоценозах Западного Таймыра. Автореф. канд. дисс. Л. — Шамурин В. Ф. (1960). Сезонный ритм и экология цветения растений в районе бухты Тикси. Тр. фенолог. совещания 1957 г. Л. — Шамурин В. Ф. (1966а). Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии. Растительность Крайнего Севера и ее освоение, 8. — Шамурин В. Ф. (1966б). Арктические пустыни и тундровая зона. В кн.: Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. — Bliss L. C. (1956). A comparison of plant development in microenvironments of arctic and alpine tundras. *Ecol. Monogr.*, 26, 2. — Holway J. G., R. T. Ward. (1965). Phenology of alpine plants in Northern Colorado. *Ecology*, 46, 1. — Warren-Wilson. (1957). Observations on the temperatures of arctic plants and their environment. *J. Ecol.*, 45, 2. — Wielgolaski F. E. (1974). Phenological studies in tundra. *Ecological studies. Analysis a. Synthesis*, 8. Phenology a. Seasonality. — Wielgolaski F. E. (1975). Phenology a. population density of Norwegian tundra plants. In IBP in Norway. Annual Report 1974. Appendix 1. Norwegian National IBP Committee. — Wielgolaski F. E., L. Kärenlampi. (1975). Plant phenology of Fennoscandian tundra areas. *Ecological studies. Analysis a. Synthesis*, 16. Fennoscandian Tundra Ecosystems, P. 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 XII 1975.

SUMMARY

In the present article the analysis of phenological development of some tundra phytocoenoses and their components is given. The studies were carried out in Western Taimyr during nine field seasons. The data obtained confirm the extreme significance of the temperature factor for the phenological development of plant communities. The differences in seasonal development of the phytocoenoses under study during one vegetation period have been shown to be minor, whereas interannual deviations — significant. The extreme terms of the passing of phenophases in different years and the amplitude of phenological phenomena fluctuations have been determined.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 31 : 58.08 : 581.524

Г. Г. Герасименко

ПРИМЕНЕНИЕ СТАТИСТИЧЕСКОГО ПОДХОДА К МЕТОДИКЕ ОБРАБОТКИ ОПИСАНИЙ ПО БРАУН-БЛАНКЕ

G. G. GERASIMENKO. APPLICATION OF STATISTIC APPROACH
TO THE METHOD OF SAMPLE TREATMENT BY BRAUN-BLANQUET

Предлагается подход, позволяющий выделять таксономические единицы разных рангов для неограниченного числа описаний, соответствующие полученным по методу Браун-Бланке. К группе дифференциальных видов относятся виды, положительно сопряженные друг с другом, выделяемые на основе анализа корреляционной матрицы. Группы характерных видов разных таксономических рангов устанавливаются по количеству сопряженностей и данным по экологии видов. Приводится схема обработки больших массивов описаний, отвечающая подходу Браун-Бланке. По этой схеме проведена обработка двух массивов описаний: выполненных в сосняке зеленомошно-беломошном (1500 описаний) и в дубраве (580 описаний).

Одной из завершенных и наиболее обоснованных классификационных систем является система Браун-Бланке. Методические приемы, разработанные школой Браун-Бланке для выделения таксономических единиц растительности, несмотря на их некоторую субъективность со статистической точки зрения (Василевич, 1969), привлекают большое внимание исследователей. В советской литературе имеется ряд работ, авторы которых использовали технику обработки сводных списков по Браун-Бланке для выделения однородных групп описаний (Карамышева, 1967; Рысин, Коваленко, 1968; Миркин, 1974, 1975, и др.). Появление работ с использованием компьютера для упорядочения описаний и организации сводных таблиц (Češka, Roemer, 1971; Spatz, Siegmund, 1973) явилось важным шагом в развитии метода. Многосторонность метода, его широкое применение вызвали необходимость дальнейшего усовершенствования и объективизации некоторых его процедур (Werger, 1974).

Задачей работы являлась формализация метода таким образом, чтобы сделать возможным одновременную обработку неограниченного массива описаний.¹ Число описаний, для которых практически возможна многократная перестройка сводной таблицы с целью выделения однородных групп, при условии, что не используется никаких дополнительных сведений об экологии, положении участка в рельефе и т. д., невелико. Оптимальное число для «валовой таблицы», по мнению Б. М. Миркина (1975), составляет 70—100 описаний. Однако довольно часто геоботанику приходится работать с гораздо большим материалом. Поэтому важно найти подход, позволяющий обрабатывать неограниченное число описаний по методу Браун-Бланке; при этом выделенные единицы должны полностью соответствовать полученным в результате табличной обработки.

Приступая к рассмотрению технической стороны метода, следует кратко остановиться на некоторых теоретических позициях школы Браун-Бланке. Основной единицей в системе единиц растительности является ассоциация. Важнейшим свойством ассоциации Браун-Бланке считал ее

¹ Работа выполнена в лаборатории геоботаники Биологического института Ленинградского университета под руководством В. С. Ипатова.

экологическое своеобразие, утверждая при этом, что оно отражается в флористическом составе ассоциации и что лучшим индикатором экологического своеобразия являются виды с узкой экологической амплитудой — характерные виды. Нижестоящие таксоны (субассоциации, варианты ассоциаций и фации) не имеют характерных видов и отличаются лишь по дифференциальным видам. Такие виды не имеют сильной социологической связи, и поэтому они попадают в число характерных. Они встречаются только в одном, двух или большем числе близких друг другу сообществ, отсутствуя в то же время или присутствуя в ничтожном количестве в других сравниваемых сообществах (Braun-Blanquet, 1964).

Для того чтобы придать большую четкость и наглядность дальнейшим рассуждениям, изложим последовательно все методические приемы, пользуясь материалом Элленберга (Ellenberg, 1956), на котором в обзоре В. Д. Александровой (1969) проиллюстрирована работа по методу Браун-Бланке. Элленберг приводит 25 описаний лугов райграса высокого *Arrhenatherum elatius*, в которых указываются видовой состав и степень участия каждого вида в сообществе. Табличная обработка описаний приводится в несколько этапов: составление «валовой таблицы»; превращение валовой таблицы в «таблицу постоянства»; выявление дифференциальных видов с помощью «разделительных таблиц»; составление «дифференцирующей таблицы»; определение характерных видов с помощью «обзорной таблицы»; превращение дифференцирующей таблицы в «характеризующую».²

На первых этапах работы, согласно Элленбергу, для каждого вида валовой таблицы вычисляется абсолютное постоянство (число описаний, в которых вид встречается в данной таблице). Далее из обработки исключают виды с высоким постоянством, встречающиеся почти во всех описаниях, и единично встречающиеся «случайные виды». В данном случае это виды с абсолютным постоянством от 1 до 2 и от 16 до 25. Пороговые значения относительного постоянства составляют 8 и 64%. З. В. Карамышева (1967) не рассматривает виды, имеющие пороговые значения 10 и 60%. На величину этих значений, по-видимому, оказывает определенное влияние объем выборки; с его увеличением уменьшается нижнее пороговое значение (виды, присутствующие в 100 описаниях из 1000, вряд ли окажутся «случайными»). Величина верхнего порогового значения также непостоянна и может довольно широко варьировать в разных массивах описаний. Способ определения этой величины рассматривается ниже.

На следующих этапах обработки путем неоднократной переделки исходной таблицы Элленберг выявляет виды, которые встречаются вместе в ряде описаний, а в других описаниях отсутствуют, — дифференциальные виды. Для рассматриваемых описаний выделены две группы дифференциальных видов: группа *Bromus erectus* и группа *Cirsium oleraceum* (Александрова, 1969 : 88—89, табл. 11). Проанализировав видовой состав этих групп и принцип распределения дифференциальных видов по описаниям, нетрудно прийти к заключению, что это, по всей вероятности, группы сопряженных видов; иначе говоря, дифференциальные виды, относящиеся к одной группе, должны иметь довольно высокие положительные значения коэффициентов сопряженности друг с другом и отрицательные связи со всеми другими видами. На наличие межвидовой корреляции указывал еще Гудолл, отмечая, что всякий раз, когда говорят о классификации растительности и учитывают при этом наличие более чем одного или двух видов, понятие межвидовой корреляции или совершенно ясно присутствует или подразумевается. В работах школы Цюрих—Монпелье эти понятия скрыты (Goodall, 1954). Де Фриз (Vries, 1953), вычислив коэффициенты корреляции между видами тысячи описаний, установил «объективные комбинации» видов, с помощью которых, как он считает, можно выделять ассоциации в понимании франко-швейцарской школы.

² Обработка описаний на каждом этапе подробно изложена в обзоре В. Д. Александровой (1969 : 78—102).

Матрица сопряженности дифференциальных видов, составленная на

I. <i>Bromus erectus</i>	×								
<i>Scabiosa columbaria</i>	0.60	×							
<i>Thymus serpyllum</i>	0.60	0.60	×						
<i>Salvia pratensis</i>	1.00	-0.20	-0.20	×					
<i>Koeleria pyramidata</i>	1.00	0.50	0.50	0.00	×				
<i>Festuca ovina</i>	0.50	0.50	0.50	0.00	0.50	×			
Ia. <i>Campanula glomerata</i>	0.43	-0.20	0.20	0.20	0.50	0.00	×		
<i>Viola hirta</i>	0.66	-0.20	-0.20	1.00	0.00	0.00	0.00	×	
<i>Briza media</i>	0.20	0.20	0.20	-0.20	0.50	1.00	0.20	-0.20	×
<i>Linum catharticum</i>	0.60	-0.20	0.20	-0.20	0.50	0.00	1.00	-0.20	0.20
II. <i>Cirsium oleraceum</i>	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00
<i>Geum rivale</i>	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-0.43	-0.66	-0.60
<i>Holcus lanatus</i>	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00
<i>Melandrium diurnum</i>	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-0.43	-1.00	-0.60
<i>Alopecurus pratensis</i>	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-0.66	-1.00
<i>Lysimachia nummularia</i>	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-0.71	-1.00	-1.00
<i>Deschampsia caespitosa</i>	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00
<i>Angelica silvestris</i>	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00
IIa. <i>Lychnis flos cuculi</i>	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-0.72	-1.00	-0.60
<i>Glechoma hederacea</i>	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-0.66	-1.00	-1.00
<i>Carex acutiformis</i>	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00
<i>Filipendula ulmaria</i>	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00
<i>Pimpinella magna</i>	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00
<i>Polygonum bistorta</i>	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-0.50	-1.00	-1.00
<i>Pastinaca sativa</i>	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-0.33	-1.00

С целью проверки выдвинутого предположения необходимо построить для имеющихся в валовой таблице видов матрицу их сопряженности и проследить, как связаны виды, относимые к одной дифференциальной группе, друг с другом, с видами других групп, а также с видами, не являющимися дифференциальными. Из имеющихся коэффициентов сопряженности наиболее удобным для этой цели оказался трансформированный коэффициент Дайса (ТКД — Миркин и др., 1972), так как он удовлетворяет следующим необходимым условиям: 1) делит сопряженность на положительную и отрицательную, т. е. изменяется от -1 до $+1$; 2) на значение коэффициента не влияет число случаев, когда оба рассматриваемых вида отсутствуют (величина d в таблице 2×2); 3) коэффициент имеет критерий существенности χ^2 .

$$\text{ТКД} = \frac{a - b}{a + b}; \quad \chi^2 = \frac{(a - b)^2}{a + b},$$

где a — число случаев совместных встреч видов; b — число площадок, на которых вид с меньшей встречаемостью встречен в отсутствие другого вида пары.³

Для видов, имеющих абсолютное постоянство не выше 15 и не ниже 3 (51 вид), рассчитаны коэффициенты сопряженности, сведенные в матрицу сопряженности видов. Выяснилось, что виды, относимые Элленбергом к одной группе дифференциальных видов, довольно тесно коррелируют друг с другом. В табл. 1 приведена лишь часть матрицы; рассматриваются виды, включенные Элленбергом в разделительную таблицу (Александрова, 1969: 88—89, табл. 11).

Последний этап табличной обработки описаний с целью выделения дифференциальных видов сводится к созданию дифференцирующей таб-

³ Для коэффициентов данной матрицы критерий χ^2 не рассчитывался, так как теоретические частоты таблиц 2×2 малы (практически принимается, что ни одна из них не должна быть меньше трех; см. Урбах, 1964).

ИЦА 1

териале «разделительной таблицы» Элленберга (Ellenberg, 1956: 51)

[illegible]

лицы (Александрова, 1969 : 94—99, табл. 14), в которой дифференциальные виды располагаются по степени их постоянства в группах. Наиболее типичными дифференциальными видами Элленберг считает виды, имеющие по меньшей мере 50% постоянства в том количестве описаний, которые объединяются в одну фитоценоотическую единицу. Следуя этому правилу, Элленберг исключает из числа дифференциальных виды, встреченные менее чем в половине описаний одной единицы. Таким образом, в окончательном варианте им выделяются две группы дифференциальных видов: первая содержит 6 видов, характеризующих кустово-высокорай-грасовый луг, вторая — 8 видов огороднобоязово-высокорайграсового луга. Эти группы в матрице сопряженности выделяются довольно четко. Группы видов I (II) и Ia (IIa) Элленберг первоначально относит к одной группе дифференциальных видов (табл. 1). Но затем виды, имеющие относительное постоянство менее 50% (группы Ia, IIa), из рассмотрения исключаются. Анализ сопряженностей (наличие отрицательных связей) также дает право исключить эти виды из числа дифференциальных. Согласно выделенным группам, исследуемый материал разделяется Элленбергом на три единицы, таксономический ранг которых пока не может быть установлен; первая характеризуется высокой встречаемостью видов *Bromus*-группы, вторая — видами группы *Geum rivale*, в третьей единице встречаются виды обеих групп.

Для установления таксономического ранга полученных группировок, по Элленбергу, необходимо перейти к следующему этапу работы — выделению характерных видов. Ассоциация — основная таксономическая единица в системе Браун-Бланке — отличается свойственными ей характерными видами. Вышестоящие таксоны имеют свои характерные виды. Методика установления характерных видов в значительной мере субъективна, здесь начинается «область такта» и многое зависит от личного мнения исследователя. Для выделения характерных видов Браун-Бланке считает нужным привлечь большое количество дополнительного ма-

териала — описаний других растительных сообществ. Только на основе их сравнительного анализа можно выделить группы характерных видов разных уровней. На этом этапе Элленберг составляет характеризующую обзорную таблицу (Александрова, 1969 : 100—101, табл. 16), где, используя дополнительные сведения, выделяет три группы характерных видов: 1) лугов райграса высокого; 2) высокорайграсовых лугов с *Lolium perenne* и 3) лугов класса *Molinio-Arrhenatheretea*.

Для того чтобы выяснить, можно ли обнаружить какие-либо характерные виды, когда отсутствуют дополнительные описания растительности и нельзя провести их сравнительный анализ, рассмотрим, какие виды из встреченных в данном массиве описаний вошли в число характерных. Их можно разделить на три группы: 1) виды с высоким абсолютным постоянством (от 16 до 25), они были исключены из обработки на первых ее этапах при составлении таблицы постоянства (*Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata*, *Helictotrichon pubescens*, *Ranunculus acer* и др.); 2) виды, вошедшие в таблицу постоянства, но не являющиеся дифференциальными (*Festuca rubra*, *Trisetum flavescens*, *Lathyrus pratensis* и др.); 3) виды из числа единично встречающихся, «случайных», с абсолютным постоянством от 1 до 2 (*Lolium perenne*, *Geranium pratense*). Виды, относящиеся к третьей группе, могут быть характерными лишь в очень редких, исключительных случаях. Маловероятно, что вид, встреченный в небольшом количестве в нескольких описаниях, строго приурочен только к данному растительному сообществу. Поэтому, когда отсутствуют дополнительные сведения о видовом составе растительных сообществ довольно большой территории, заключение о принадлежности вида с низким постоянством к группе характерных сделать невозможно. По-иному обстоит дело с видами первых двух групп. В системе Браун-Бланке придается большое значение роли доминирующих видов как эдификаторов, или «строителей», сообществ. Достаточно стенотопные доминанты используются в качестве характерных видов. Считаются непригодными для целей классификации те из доминант, которые имеют широкую экологическую амплитуду и встречаются в разных условиях в сочетании с набором других видов. Подавляющее число доминант и часто встречающихся видов Элленберг относит к числу характерных. Так, из 17 видов с абсолютным постоянством от 16 до 25 двенадцать — характерные. Исключены лишь виды с очень широкой экологической амплитудой, связь которых с другими типами растительных сообществ не вызывает сомнений (такие как *Taraxacum officinale*, *Trifolium pratense*, *Achillea millefolium*).

Обратимся теперь ко второй группе характерных видов, в которую вошли виды из таблицы постоянства, не являющиеся дифференциальными. Таких видов 12. Половина из них имеет невысокие значения абсолютного постоянства, и об их приуроченности к группе характерных видов можно судить опять-таки по дополнительным источникам, сравнивая описания различных растительных сообществ определенного района. Другая же половина видов занимает верхнюю часть таблицы постоянства; это виды с максимальными значениями абсолютного постоянства (14 и 15). Всех их (*Festuca rubra*, *Trisetum flavescens*, *Crepis biennis*, *Trifolium repens*, *Heracleum sphondylium*, *Centaurea jacea*) Элленберг относит к числу характерных (исключение составляет лишь *Plantago media* — вид с широкой экологической амплитудой); они как бы продолжают список характерных видов с абсолютным постоянством от 16 до 25. С этих позиций кажется более правильным проводить границу между видами, отделяя те из них, которые имеют абсолютное постоянство 14 и выше. Исключив из числа видов с высокими значениями постоянства виды с широкой экологической амплитудой, получим основное ядро характерных видов. Виды с абсолютным постоянством ниже этого порогового значения следует рассматривать далее с целью выделения групп дифференциальных видов. Нам заранее известно деление Элленбергом видов рассматриваемого массива описаний на характерные и дифференциальные, поэтому определение пограничного значения не представляет трудностей.

ТАБЛИЦА 2

Часть матрицы сопряженности видов (включены виды с абсолютным постоянством от 11 до 15), составленной по «таблице постоянства» Эллиенберга (Ellenberg, 1956 : 50)

[illegible]

Элленберг, является относительным и зависит от объема основных единиц — ассоциаций. С получением нового материала мы можем изменять ранг единицы: ранее описанная ассоциация может быть переведена в ранг союза, а его деление даст новые ассоциации. Как уже отмечалось, ассоциация и все вышестоящие единицы имеют свои группы характерных видов. Разделение характерных видов на соподчиненные группы — операция в значительной мере субъективная. Так, Уиттекер (Whittaker, 1962 : 136) отмечает, что «многие ассоциации фактически определяются по признакам доминирования или местообитания, и потом уже рационализируются с помощью выделения характерных видов». Низшие таксономические единицы, выделяемые по группам дифференциальных видов, в системе единиц Браун-Бланке соответствуют субассоциациям. С точки зрения советских геоботаников, низшей единицей системы является ассоциация (Сукачев, 1954). Исходя из этого единицы, выделяемые по группам дифференциальных видов, целесообразно называть ассоциациями, а по группам характерных видов объединять их в таксономические единицы более высоких уровней.

Таким образом, предлагаются следующие основные этапы обработки больших массивов описаний, отвечающие подходу Браун-Бланке:

1. Составление исходной валовой таблицы, в которой для каждого вида указываются его абсолютное и относительное постоянства (виды располагаются по уменьшению значений постоянства).

2. Исключение видов с малым относительным постоянством («случайных» видов).

3. Построение матрицы сопряженности видов по значениям трансформированного коэффициента Дайса.

4. Установление границы между характерными и дифференциальными видами по перепаду количества отрицательных значений коэффициентов сопряженности каждого вида со всеми другими.

5. Выделение групп дифференциальных видов.

6. Установление характерных видов различных таксономических рангов.

Для проверки работы предложенной методики было решено взять большие массивы таких описаний, которые содержат немного видов. Это позволяет придать изложению метода большую наглядность и опубликовать результаты в небольшой журнальной статье. Поэтому в качестве объектов применения метода были выбраны описания, выполненные в напочвенном покрове соснового леса (1500 описаний) и дубравы (580 описаний). Размеры пробных площадей 0.1 м² в первом случае и 0.25 м² во втором. На каждой площадке учитывался видовой состав напочвенного покрова и оценивалось проективное покрытие каждого вида (по девятибалльной шкале, один балл равен 11 % покрытия); закладывались площадки случайно, вдоль трансект. Напочвенный покров каждого участка леса рассматривается как совокупность некоторого числа синуз (Liprmaa, 1939). Эта совокупность может расцениваться как реальная исследовательская модель (Александрова, 1970) применения метода и на уровне совокупности фитоценозов.

Первый массив описаний сделан в сосновом лесу (Олонецкий район, Карельская АССР). *Pinus sylvestris* является здесь единственной древесной породой, подлесок отсутствует. В напочвенном покрове преобладают лишайники *Cladonia sylvatica* и *C. rangiferina*, несколько меньшее постоянство имеют зеленые мхи *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*, а также *Vaccinium vitis-idaea* (табл. 3). Характерным свойством напочвенного покрова является его пространственная неоднородность, довольно четкая пятнистость, обусловленная прежде всего рельефом: виды рода *Cladonia* приурочены к повышениям, мхи образуют сплошной покров в понижениях рельефа. Второй участок выбран в дубраве (Озерский район, Калининградская область); он характеризуется разнообразным травяным покровом. Заметен постепенный, плавный переход между зонами с преобладанием *Carex pilosa* и *Aegopodium podagraria*. Из табл. 3 и 4, где даны

характеристики видового состава рассматриваемых описаний, исключены виды с малым постоянством. Виды, имеющие относительное постоянство ниже 5%, имеют низкое проективное покрытие и для классификации не представляют интереса.

ТАБЛИЦА 3

Характеристика видового состава напочвенного покрова
зеленомошно-лишайникового соснового леса

Вид	Абсолютное постоянство	Относительное постоянство, %	Варьирование проективного покрытия, баллы
<i>Cladonia rangiferina</i>	1331	89	0—7
<i>C. sylvatica</i>	1316	88	0—8
<i>Pleurozium schreberi</i>	936	63	0—9
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	813	54	0—6
<i>Dicranum polysetum</i>	724	48	0—9
<i>Calluna vulgaris</i>	212	14	0—7
<i>Festuca ovina</i>	202	13	0—4
<i>Polytrichum juniperinum</i>	167	11	0—2
<i>Dicranum scoparium</i>	151	10	0—3
<i>Empetrum nigrum</i>	134	9	0—7
<i>Cladonia gracilis</i>	101	7	0—1
<i>Deschampsia flexuosa</i>	100	7	0—4
<i>Cladonia cornuta</i>	68	5	0—1
<i>Polytrichum piliferum</i>	61	4	0—2

На следующем этапе для каждого массива описаний рассчитаны значения коэффициентов сопряженности каждого вида с остальными (ТКД), по которым затем построены матрицы сопряженности видов (табл. 5 и 6).

ТАБЛИЦА 4

Характеристика видового состава травянистого яруса дубравы

Вид	Абсолютное постоянство	Относительное постоянство, %	Варьирование проективного покры- тия, баллы
<i>Aegopodium podagraria</i>	518	89	0—8
<i>Carex pilosa</i>	425	73	0—7
<i>Orobis vernus</i>	307	53	0—4
<i>Pulmonaria obscura</i>	294	51	0—3
<i>Galeobdolon luteum</i>	264	46	0—3
<i>Stellaria holostea</i>	218	38	0—3
<i>Hepatica nobilis</i>	190	33	0—2
<i>Ranunculus cassubicus</i>	142	25	0—3
<i>Viola canina</i>	123	21	0—3
<i>Milium effusum</i>	98	17	0—3
<i>Mercurialis perennis</i>	89	15	0—8
<i>Glechoma hederacea</i>	86	15	0—1
<i>Polygonatum officinale</i>	71	12	0—3
<i>Convallaria majalis</i>	53	9	0—2
<i>Oxalis acetosella</i>	49	8	0—3
<i>Vicia sepium</i>	49	8	0—4
<i>Anemone nemorosa</i>	43	7	0—1
<i>Asarum europaeum</i>	32	6	0—2

Рассмотрим матрицу сопряженности видов напочвенного покрова соснового леса (табл. 5). Прежде всего необходимо обнаружить перепад в числе отрицательных сопряженностей каждого вида матрицы. Он находится в районе значений 0—4; именно здесь мы проводим границу между двумя группами видов. В первую войдут характерные виды *Cladonia rangiferina* и *C. sylvatica*, остальные виды составят вторую группу.

Матрица сопряженности видов напочвенного покрова сосняка зеленомошно-беломошного

	×	0	0	4	4	5	8	11	8	8	8	11	11	11	9
<i>Cladonia rangiferina</i>	×	0.94	×												
<i>Cladonia sylvatica</i>	0.65	0.62	×												
<i>Pleurozium schreberi</i>	0.64	0.61	×	0.66											
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0.63	0.60		0.55	×										
<i>Dicranum polysetum</i>	0.60	0.58		0.75	0.31	×									
<i>Calluna vulgaris</i>	0.97	0.96		—0.49	—0.63	—1.00	×								
<i>Festuca ovina</i>	0.90	0.94		0.47	—	—0.77	—0.68	×							
<i>Polytrichum juniperinum</i>	0.87	0.83		0.59	0.23	—0.77	—0.72	×	0.66						
<i>Dicranum scoparium</i>	—	—		0.84	0.83	—0.64	—0.98	—0.95	—0.99	×					
<i>Empetrum nigrum</i>	1.00	1.00		—0.40	—0.54	—0.50	—0.78	—0.72	—0.81	×					
<i>Cladonia gracilis</i>	0.96	0.98		—0.30	—0.72	—0.44	—0.76	—0.52	—0.82	—0.96	×	—0.78			
<i>Deschampsia flexuosa</i>	1.00	1.00		—0.29	—0.46	—0.92	—0.97	—0.72	—0.75	—0.98	×	—0.97	×		
<i>Cladonia cornuta</i>	0.90	0.97		—	—	—0.79	—0.44	—0.97	—0.97	—0.83	—0.84	—0.80	×		
<i>Polytrichum piliferum</i>															
Число отрицательных со- приженностей	0	0	4	4	5	8	11	8	8	8	11	11	11	9	

ТАБЛИЦА 6

Матрица сопряженности видов травяного яруса дубравы

[illegible]

Среди них могут быть и характерные, и дифференциальные виды. Группу дифференциальных образуют виды, положительно сопряженные друг с другом. В данном случае это *Vaccinium vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*. Положительные сопряженности с этими видами имеют *Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum* и *Dicranum scoparium*, но между собой они сопряжены отрицательно и потому не входят в число дифференциальных.

Далее, используя дифференциальные виды, необходимо разбить массив описаний на более или менее однородные группы. Таких групп две. В первую войдут описания, содержащие дифференциальные виды, во вторую — остальные. Но присутствие в описании лишь одного дифференциального вида с очень малым проективным покрытием не является достаточным критерием для отнесения данного описания к первой группе. При определении принадлежности описания к той или иной группе необходимо учитывать не только сам факт наличия или отсутствия дифференциального вида, но и какой-либо дополнительный показатель, оценивающий его количественное участие в описании. Таким показателем является проективное покрытие. Описания, в которых встречается лишь один дифференциальный вид с низким значением проективного покрытия, отнесены ко второй группе. При этом выполняется правило Элленберга, согласно которому дифференциальные виды имеют не менее 50% постоянства в описаниях, относимых к одной таксономической единице. Таким образом, описания, выполненные в напочвенном покрове соснового леса, разбились на две группы. Группа А состоит из 826 описаний, в группу Б вошли 674 описания. В характеризующей обзорной таблице (табл. 7)

ТАБЛИЦА 7

Характеризующая обзорная таблица синузальных единиц (А и Б)
в напочвенном покрове сосняка зеленомошно-беломошного

Вид	А (число описаний 826)		Б (число описаний 674)	
	П	С	П	С
а) Дифференциальные виды				
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	74.8	1.0	27.5	0.2
<i>Pleurozium schreberi</i>	92.6	4.6	25.4	0.2
<i>Dicranum polysetum</i>	70.1	1.4	21.5	0.2
б) Характерные виды бора беломошника				
<i>Cladonia rangiferina</i>	81.8	2.8	100.0	3.1
<i>C. sylvatica</i>	77.8	1.4	100.0	4.8
<i>C. gracilis</i>	3.0	0.0	11.3	0.1
<i>C. cornuta</i>	2.0	0.0	7.7	0.0
в) Характерные виды песчаных почв, сухих сосновых лесов и дюн				
<i>Polytrichum piliferum</i>	2.4	0.0	6.1	0.0
<i>P. juniperinum</i>	10.4	0.1	12.0	0.1
<i>Dicranum scoparium</i>	11.6	0.1	9.6	0.1
г) Виды, не имеющие особой связи с лесами				
<i>Festuca ovina</i>	4.2	0.0	24.7	0.2
<i>Deschampsia flexuosa</i>	2.0	0.0	13.1	0.1
<i>Calluna vulgaris</i>	22.2	0.4	4.3	0.1
<i>Empetrum nigrum</i>	15.1	0.4	1.3	0.0

Примечание. П — постоянство, С — среднее значение проективного покрытия.

для всех видов выделенных групп приведены значения постоянства и средние значения проективного покрытия. В этой же таблице виды, не вошедшие в число дифференциальных, объединены в группы характерных видов разных таксономических рангов. Как уже указывалось, упорядочение характерных видов в системе Браун-Бланке не следует из приводимых таблиц, а выясняется путем сравнения с описаниями растительных сообществ других районов. Проводить такие сравнения нет возможности из-за отсутствия подобного рода материала. Установлено, что с наибольшей вероятностью к числу характерных видов (как правило, низких таксономических групп) можно относить виды с малым числом отрицательных сопряженностей. Судить о других видах, об их принадлежности к характерным для тех или иных таксонов можно по источникам, содержащим данные об их экологии, местообитании и т. д. Такими источниками могут быть определители, экологические шкалы (Раменский и др., 1956; Klapp, 1965; Hundt, 1966), опыт исследователя.

В рассматриваемом примере виды, не вошедшие в число дифференциальных, образовали три группы, различные по их экологической значимости (табл. 7). В первую вошли 4 вида рода *Cladonia* — характерные виды бора беломошника. Вторую группу образовали виды песчаных почв, сухих сосновых лесов и дюн. Третья состоит из видов, не имеющих особой связи с лесами, причем они различаются по своей экологии. Первые 2 вида приурочены, как правило, к лесным полянам, вырубкам, хвойным лесам. Два других (*Calluna vulgaris* и *Empetrum nigrum*) имеют рассеченную экологическую амплитуду, встречаются как на сухих, песчаных местах, так и на заболоченных и торфяных почвах. Выделенные синузональные единицы (табл. 7) хорошо различаются экологически: первая связана с повышениями рельефа, вторая — с его понижениями. Для выяснения вопроса, какое таксономическое значение имеют эти единицы (социетет, фация, унион — см. Lippmaa, 1938; Трасс, 1964), необходимо привлечение дополнительного материала большего географического диапазона.

Обратимся теперь к матрице сопряженности видов травяного яруса дубравы (табл. 6). Для того чтобы провести границу между дифференциальными и характерными видами, т. е. установить перепад в числе отрицательных значений коэффициента сопряженности, проделаем небольшую дополнительную операцию. Для каждого вида подсчитаем отношение числа отрицательных сопряженностей к числу достоверных связей; при определении границы воспользуемся этим показателем (такая процедура необходима, так как количество достоверных сопряженностей у различных видов матрицы неодинаково). Граница находится между видами *Carex pilosa* и *Orobus vernus*. Следовательно, виды *Aegopodium podagraria* и *Carex pilosa* могут быть отнесены к числу характерных, среди остальных возможно наличие дифференциальных видов (табл. 8). Анализируя матрицу сопряженности видим, что лишь две пары видов *Galeobdolon luteum*—*Glechoma hederacea* и *Orobus vernus*—*Convallaria majalis* имеют положительные связи. На их основе можно выделить две группы дифференциальных видов, с помощью которых совокупность описаний дубравы разделяется на три части. В первую вошли (группа А) 108 описаний, содержащих дифференциальные виды *Galeobdolon luteum* и *Glechoma hederacea*, вторую группу (Б) составили 134 описания благодаря наличию в них видов *Orobus vernus* и *Convallaria majalis*; 338 описаний третьей группы (В) не содержат дифференциальных видов. При отнесении описания к той или иной группе учитывалось проективное покрытие дифференциальных видов. Описания, в которых присутствует лишь один дифференциальный вид с малым проективным покрытием (до 5%), относились к третьей группе.

Остальные виды, согласно своим экологическим характеристикам, образовали ряд групп. Первая включает характерные виды широколиственных лесов. Присутствие в этой группе двух видов (*Aegopodium podagraria* и *Carex pilosa*), имеющих большое количество положительных

ТАБЛИЦА 8

Характеризующая обзорная таблица
синузиальных единиц А, Б и В в травяном покрове дубравы

Вид	А (число описаний 108)		Б (число описаний 134)		В (число описаний 338)	
	П	С	П	С	П	С
а) Дифференциальные виды						
<i>Galeobdolon luteum</i>	96.3	1.0	36.3	0.2	32.8	0.2
<i>Glechoma hederacea</i>	44.5	0.3	13.4	0.1	5.9	0.0
б) Дифференциальные виды						
<i>Orobis vernus</i>	32.4	0.3	95.5	1.8	42.3	0.4
<i>Convallaria majalis</i>	7.4	0.1	30.0	0.3	1.5	0.0
в) Характерные виды широколиственных лесов						
<i>Aegopodium podagraria</i>	86.1	2.8	85.1	2.1	92.0	3.1
<i>Carex pilosa</i>	69.4	1.9	82.8	2.3	70.7	1.5
г) Характерные виды широколиственных и широколиственно-еловых лесов						
<i>Pulmonaria obscura</i>	45.5	0.5	45.5	0.4	54.4	0.5
<i>Stellaria holostea</i>	43.5	0.3	23.1	0.2	41.4	0.3
<i>Hepatica nobilis</i>	38.0	0.3	33.6	0.2	30.8	0.2
<i>Ranunculus cassubicus</i>	13.0	0.1	20.9	0.3	29.6	0.5
<i>Mercurialis perennis</i>	12.0	0.4	9.0	0.2	19.2	0.7
<i>Anemone nemorosa</i>	9.3	0.1	6.7	0.1	7.1	0.0
<i>Asarum europaeum</i>	2.8	0.0	0.7	0.0	8.3	0.1
д) Характерные виды хвойных и лиственных лесов						
<i>Oxalis acetosella</i>	9.3	0.1	3.7	0.0	10.1	0.1
е) Характерные виды лесов						
<i>Milium effusum</i>	16.7	0.1	12.5	0.1	18.9	0.2
<i>Polygonatum officinale</i>	16.7	0.2	6.0	0.1	13.3	0.2
ж) Виды, особо не связанные с лесами						
<i>Viola canina</i>	17.6	0.2	13.4	0.1	25.4	0.3
<i>Vicia sepium</i>	4.6	0.1	7.5	0.1	10.1	0.1

сопряженностей, лишний раз подтверждает предположение, что такие виды характерны для низших таксономических рангов. Во второй группе объединены характерные виды широколиственно-еловых и широколиственных лесов, предпочитающие богатые суглинистые почвы. Остальные группы составили виды, имеющие более широкие экологические амплитуды, встречающиеся во всех типах лесов данного района, а также в других растительных сообществах. В данном случае выделились синузиальные единицы, в них нашла выражение неравномерность сложения травяного покрова дубравы.

Предложенная формализация метода школы Браун-Бланке требует дальнейшей разработки и уточнения. Необходимо более строго обосновать ряд методических приемов, и прежде всего технику выделения групп характерных видов разных таксономических рангов, способы характеристики и оценки выделяемых в результате этого единиц. Намечается воз-

возможность обработки больших массивов описаний по методу Браун-Бланке с использованием статистических приемов анализа материала.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. (1969). Классификация растительности. — Александрова В. Д. (1970). О методе моделирования в фитоценологии. Бот. ж., 55, 3. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Карамышева З. В. (1967). Опыт обработки описаний пробных участков степных сообществ методом Браун-Бланке. Бот. ж., 52, 8. — Миркин Б. М. (1974). Закономерности развития растительности речных пойм. — Миркин Б. М. (1975). О теоретических и практических аспектах объективизации процесса классификации сенокосов и пастбищ. В кн.: Повышение продуктивности сенокосов и пастбищ. Уфа. — Миркин Б. М., Г. С. Розенберг, Л. Г. Наумова. (1972). Новый коэффициент межвидовой сопряженности, удобный для классификации пойменных лугов (трансформированный коэффициент Дайса, ТКД). Тез. Всес. конф. «Растительность речных пойм». Уфа. — Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. — Рысин Л. П., З. М. Коваленко. (1968). О возможностях использования методики школы Браун-Бланке в наших геоботанических исследованиях. Бюлл. МОИП, отд. биол., 73, 1. — Сукачев В. Н. (1954). Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии. Вопр. бот., 1. — Трасс Х. Х. (1964). Вопросы теоретического обоснования метода синузий в фитоценологии. В кн.: Изучение растительности острова Сааремаа. Тарту. — Урбах В. Ю. (1964). Биометрические методы. — Braun-Blanquet J. (1964). Pflanzensoziologie. — Češka A., H. Roemer. (1971). A computerprogram for identifying speciesrelevé groups in vegetation studies. Vegetatio, 23. — Ellenberg H. (1956). Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. In: H. Walter. Einführung in die Phytologie, 4. Grundlagen der Vegetationsgliederung, 1. — Goodall D. W. (1954). Objective methods for the classification of vegetation. 3. An essay in the use of factor analysis. Austral. J. Bot., 2, 3. — Hundt R. (1966). Ökologisch-geobotanische Untersuchungen an Pflanzen der Mitteleuropäischen Wiesenvegetation. — Klapp E. (1965). Grünlandvegetation und Standort nach Beispiel aus West-, Mittel- und Süddeutschland. — Lippman T. (1938). Areal und Alterbestimmung einer Union (Galeobdolon—Asperula—Asarum—U.), sowie das Problem der Charakterarten und der Konstanten. Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuensis, 6, 2—3. — Lippman T. (1939). The unistatal concept of plant communities (the Unions). Amer. Midl. Natur., 21, 2. — Spatz G., J. Siegmund. (1973). Eine Methode zur tabellarischen Ordination, Klassifikation und ökologischen Auswertung pflanzensoziologischen Bestandaufnahmen durch den Computer. Vegetatio, 28. — Vries D. M. (1953). Objective combination of species. Acta Bot. Neerl., 1, 4. — Wergler M. J. A. (1974). The place of the Zürich-Montpellier method in vegetation science. Folia geobot. et phytotaxon., 9, 1. — Whittaker R. H. (1962). Classification of natural communities. Bot. Rev., 28, 1.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 8 IV 1976.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582 : 582.893 (575.2)

М. Г. Пименов

ДВА НОВЫХ ВИДА РОДА *FERULA* L. ИЗ КИРГИЗИИM. G. PIMENOV. TWO NEW SPECIES OF THE *FERULA* L.
GENUS FROM KIRGHIZIA

Оба описываемых здесь новых вида ферулы принадлежат к подроду *Peucedanoides* (Boiss.) Korov. Они найдены нами во время экспедиционных работ в северном и центральном Тяньшане.

Ferula fedoroviorum M. Pimen. sp. nov. — Planta perennis monocarpica radice verticali cylindrica, relative tenui, caulorrhiza eramosa, a collo residuis petiolorum oblecta. Caulis tenuis, basi 0.5—0.6 cm in diam., 50—70 cm alt., glaber, solidus, sulcatus, interdum violaceus vel maculis violaceis ornatus, in parte superiore ramosus. Folia precipue radicalia, post anthesin marcescentia, glabra, laminis bipinnatisectis, 10—15 cm lg., ca 10—12 cm lt., ambitu rotundo-ovalibus, lobis secundariis 2—4 cm lg., 1—2 cm lt., laciniatis, laciniis lineari-lanceolatis, acuminatis, usque ad 1.5 cm lg., 3—4 mm lt., caulina media vaginis angustis amplexicaulibus, petiolis abbreviatis, laminis diminutis, lobis terminalibus angustioribus. Umbellae inflorescentiam latam paniculatam vel corymbosam formantes, omnes pedunculatae, non involucretae, usque ad 6 cm in diam., radiis 6—9, aequilongis, glabris, 1.5—2.5 cm lg. Umbellulae saepissime non involucretae, rarius involucrellis oligophyllis, foliolis deciduis, radiis 10—15, glabris, inaequilongis, costulatis. Dentes calycini minuti. Petala flava, dorso glabra, apice attenuata, interius incurvata. Stylopodium planum, margine undulatum, ovario latius. Stylodia initio florendi fere inconspicua, mox protracta, divergentia. Ovarium et fructus glabri. Mericarpiis dorso compressa, juvenilia jugis dorsalibus prominentibus, matura ovalia, 2.5—3.5 mm lg., 1.5—2 mm lt., atro-fusca, jugis dorsalibus subinconspicuis, marginalibus angustis, margine leviter incrassatis. Pericarpium tenue. Exocarpium e cellulis tantentaliter elongatis formatum. Cellulae mesocarpii horizontaliter elongatae, partim deformatae, membranis lignescentibus, stratum hypendocarpii formantes. Jugum marginale strato sclerenchymatico longitudinali praeditum. Vittae valleculeares solitariae, magnae, dorso valde compressae, commissurales duae, jugales nullae. Endospermium ventre planum.

T y p u s: Asia Media, Tian-Schan centralis, vallis fl. Kokomeren, supra pag. Ksyl-oi, ad praerupta lapidosa. 24 VII 1970. M. G. Pimenov et K. I. Boriaev. n° 819 (fr.); ibidem, 30 VI 1971. M. G. Pimenov. n° 1036 (fl.). In Herb. Inst. Bot. Acad. Sci URSS (LE) conservatur, isotypi — MW.

A f f i n i t a s: A proxima specie *F. minkwitzae* Korov. lobis terminalibus foliorum latioribus, foliis caulinis vaginarum inflatarum expertibus, fructibus atro-fuscis (non flavidis) differt.

E loco unico tantum cognita.

Species in honorem fratrum Al. A. et An. A. Fedorovorum, botanicorum clarissimorum sovieticorum, indagatorum sollertissimorum florum ac copiae vegetabilium Asiae Mediae et multarum regionum URSS nominatur.

Ferula angustiloba M. Pimen. sp. nov. — Planta perennis monocarpica radice verticali crassa, caulorrhiza eramosa, in parte superiore residuis

asciculorum conductoriorum petiolorum foliorum anni praecedentis dense tecta, caule solitario, solido, glabro, alto, usque 1.7 m alt., basi 1.5—3.5 cm in diam., ad nodos vix inflato. Folia radicalia ambitu triangulari-ovalia, magna, usque ad 40 cm lg., 30 cm lt., laminis triternato-pinnatisectis, lobis terminalibus anguste lanceolatis vel lineari-lanceolatis, integerrimis, utrinque glabris, subtus pallidioribus, apice acuminatis, 3—6 cm lg., 0.3—0.8 cm lt., petiolis teretibus, solidis, fasciculis conductoriis centralibus numerosis praeditis, vaginis elongatis, margine membranaceis. Folia caulina foliis radicalibus conformia, sed laminis diminutis, petiolis abbreviatis, superiora petiolis reductis praedita. Umbellae inflorescentiam latam paniculatam in parte caulis superiore formantes, ramis inflorescentiae alternis, oppositis vel pseudoveriticillatis. Involucrum nullum vel oligophyllum, foliolis deciduis. Umbellae centrales fertiles, 4—8 cm in diam., radiis 7—15, subaequilongis, laterales pedunculis longis donatae, steriles, 2—4 cm in diam., radiis 7—12. Umbellulae non involuclatae, 0.7—1.5 cm in diam., radiolis 10—20, glabris. Petala flava. Fructus (immaturi) glabri. Stylopodium plano-conicum, stylodia divergentia. Mericarpiis vittis vallecularibus solitariis, commissuralibus duabus. Fructus maturi ignoti.

T y p u s: Tian-Schan septentrionalis, Kirghizia, jugum Kungei-Alatau, declivitas australis, prope trajectum Santasch, ad marginem piceeti. 17 VII 1970. n° 751. M. G. Pimenov et B. A. Trusov. In Herb. Inst. Bot. Acad. Sci. URSS (LE) conservatur, isotypi — MW.

P a r a t y p u s: Северный Тянь-Шань, Киргизия, хр. Кунгей-Алатау, долина р. Тюп, севернее перевала Санташ, уроч. Бошарин. 17 VI 1969. № 473. М. Г. Пименов, К. И. Боряев, Б. А. Трусков. (LE, MW).

A f f i n i t a s: *A. F. lapidosa* Korov., cui affinis, lobis terminalibus foliorum angustis, margine edentatis bene differt.

Московский
государственный университет.

Получено 15 IX 1975.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582 : 582.26

А. П. Жузе

К РЕВИЗИИ РОДА *BOGOROVIA*
JOUSÉ (*BACILLARIOPHYTA*)A. P. JOUSE. A REVIEW OF THE GENUS *BOGOROVIA* JOUSÉ
(*BACILLARIOPHYTA*)

На втором специальном семинаре по современным и ископаемым диатомеям в 1972 г. в Лондоне были доложены наши основные данные по флористическому составу диатомей миоцена тропической области Тихого океана.¹ В числе новых таксонов был указан род *Bogorovia* и его типовой вид *Bogorovia veniaminii* из раннего миоцена Тихого океана. Описание рода на английском языке дано в трудах упомянутого семинара (Jousé, 1973). В описании рода я указала на родственную близость его к некоторым представителям *Raphoneis* и *Cymatosira*, а кроме того, предложила *Raphoneis mediopunctata* Hajos, *R. mediopunctata* var. *matrensis* Hajos (Hajos, 1968 : 143—144, табл. 41, фиг. 16—27, табл. 42, фиг. 1—5) и *R. tatsunokuchiensis* Koizumi (Koizumi, 1972 : 42, фиг. 3—4) включить в род *Bogorovia*.

В 1974 г. появилось описание нового рода *Cussia* Schrader (Schrader, 1974), по всем признакам идентичного роду *Bogorovia*. В справедливости такого заключения меня убеждает, помимо очевидного морфологического сходства, и тот факт, что в состав рода *Cussia* Шрадер включил те же самые виды *Raphoneis* (*R. mediopunctata*, *R. tatsunokuchiensis*), которые я предлагала отнести к роду *Bogorovia* (Jousé, 1973).

Итак, речь идет несомненно об одном и том же родовом таксоне. Согласно международным правилам приоритета, за ним следует сохранить наименование *Bogorovia*, а род *Cussia* рассматривать как его синоним.

Ниже дается вторичное описание рода, поскольку оно опубликовано мной в редком и малодоступном издании на английском языке.

Род *Bogorovia* Jousé, 1973, Nova Hedwigia, Beih. 45, p. 350, pl. 4, fig. 1—3. — *Cussia* Schrader, 1974, Proceed. Calif. Acad. Sci., Fourth Series, v. 39, № 23, p. 541.

Панцирь с пояска прямоугольный, без вставочных ободков. Створки ланцетные и эллиптически-ланцетные, загиб створки узкий. Концы изопольные, в большей или меньшей степени оттянутые. Осевое поле посредине створки отсутствует. Структура ареолированная или пороидная. Ареолы расположены густо или разреженно, к краям изредка образуют правильные поперечные ряды. Вдоль осевой оси нередко группируются зигзагообразно. У краев створки у большинства видов имеются короткие ребра, которые разделяют одинарные или двойные ряды ареол или пор. Шипы и выросты на створке отсутствуют.

¹ Мой доклад был зачитан д-ром Россом (R. Ross), куратором отдела Ботаники Британского естественно-исторического музея.

Морской род, вымерший. Поздний олигоцен — средний плиоцен характерен для миоцена.

Род назван в память известного биолога-океанолога Вениамина Григорьевича Богорова.

Тип рода: *Bogorovia veniaminii* Jousé, донные отложения тропической области Тихого океана, ранний миоцен.

Новый таксон близок *Raphoneis* и *Cymatosira*, которые могут быть объединены в одно семейство. Среди представителей *Raphoneis* к *Bogorovia* более близки виды, не имеющие ясного осевого поля, с беспорядочным распределением ареол. В отличие от видов *Raphoneis* и *Cymatosira* в структуре створки большинства видов *Bogorovia* имеются прикраевые ребра.

Известные в настоящее время виды *Bogorovia* характеризуются заметным сходством как по форме створки, так и по ее структуре, что свидетельствует о самостоятельности нового таксона.

Распространение: тропическая область Тихого океана — поздний олигоцен (крайне редко) — ранний миоцен (часто); Индийский океан, тропическая область — средний плиоцен (нередко); плиоцен Японии (Koizumi, 1972); средний-поздний миоцен Венгрии (Hajos, 1968); миоцен Калифорнии (Schrader, 1974); поздний олигоцен, склон Каролинского поднятия, юго-западная часть Тихого океана (Жузе, 1974).

В состав рода *Bogorovia* я включаю следующие 6 видов.

1. *Bogorovia veniaminii* Jousé 1973, Nova Hedwigia, Beih. 45, p. 351, pl. 4, fig. 1—3.

Створки ланцетные или эллиптически-ланцетные, 40—52 мкм длиной (реже 65—70 мкм), 7—12 мкм ширины. Концы постепенно слабо оттянуты. У краев створки ареолы в двойных рядах разделены короткими ребрами (5 в 10 мкм). Вдоль продольной оси створки ареолы группируются зигзагообразно.

Морской вид. Характерен для раннего-среднего миоцена (см. рисунок, 1—3, вклейка).

Тип: Тихий океан, тропическая область, донные отложения, станция 5996/8, 10°58' с. ш., 153°2' з. д. (600 см от дна океана), 43 рейс научно-исследовательского судна «Витязь», 1968 г. Хранится в Микропалеонтологической лаборатории Института океанологии АН СССР, № 61, 1972.

B. veniaminii сходна с *Cussia moholensis* Schrader (1974, Proceed. Calif. Acad. Sci., Fourth Series, v. 39, № 23, p. 542, 1 : 1—4) из позднего миоцена Калифорнии. Отличается меньшими размерами и менее оттянутыми концами створок. Возможно, что *C. moholensis* является синонимом *B. veniaminii*.

2. *Bogorovia mediopunctata* (Hajos) Jousé comb. nov. (*Raphoneis mediopunctata* Hajos 1968, Geol. Hungarica, Ser. Paleontol., 37, p. 143, pl. 41, fig. 16—27. Тортонский ярус, Szurdokpüspöhi. (См. рисунок, 4).

3. *Bogorovia tatsunokuchiensis* (Koizumi) Jousé comb. nov. — *Raphoneis tatsunokuchiensis* Koizumi 1972, Trans. Proceed. Paleontol. Soc. Japan, N. S., 86, p. 349, pl. 2, fig. 3—4. Плиоцен Японии (Tatsunokuchi Formation).

4. *Bogorovia moholensis* (Schrader) Jousé comb. nov. — *Cussia moholensis* Schrader 1974, Proceed. Californ. Acad. Sci., Fourth Series, v. 39, № 23, p. 542, fig. 1 : 1—4. Поздний миоцен Калифорнии.

5. *Bogorovia praepaleaceus* (Schrader) Jousé comb. nov. — *Coscinodiscus praepaleaceus* Schrader 1973, Init. Rep. of the Deep Sea Drilling Project, 18, p. 703, pl. 3, fig. 1—9. Средний миоцен прикалифорнийского района Тихого океана.

6. *Bogorovia paleaceus* (Rattray) Jousé comb. nov. — *Coscinodiscus paleaceus* (Grunow) Rattray 1890, Proceed. Roy. Soc. Edinburgh, v. 16, p. 597, fig. 149.

Шрадер поместил *C. paleaceus* в свой род *Cussia* (Schrader, 1974), справедливо считая весьма сомнительным принадлежность этого вида к роду *Coscinodiscus*. Вполне разделяю эту точку зрения.

В отличие от других видов у типичного *B. paleaceus* в прикраевой зоне ребра отсутствуют (см. рисунок, 5), однако изредка встречаются пере-

ходные формы с развитыми короткими ребрами у створки (см. рисунок, 6) и рыхло расположенными ареолами. Что касается *Cussia lancettula* Schraeder, то принадлежность этого вида к роду *Bogorovia* мне не совсем ясна и поэтому я не включаю его в состав этого рода.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *BOGOROVIA*

- А. Концы створок резко коротко оттянуты *B. tatsunokuchiensis*
- Б. Концы створок сужаются постепенно
 - 1. По краям створки имеются ребра 1.
 - 1. Ребра короткие.
 - а. Между ребрами расположены двойные ряды ареол *B. veniaminii*
 - б. Двойных рядов ареол между ребрами нет.
 - +ареолы посредине створки расположены зигзагообразными рядами *B. moholensis*
 - +ареолы посредине створки расположены беспорядочно или прямыми рядами *B. mediopunctata*
 - 2. Ребра длинные, почти достигают средней линии створки *B. praepaleaceus*
 - II. По краям створки ребра обычно отсутствуют, структура прикраевой и срединной части створки одинаковая *B. paleaceus*

ЛИТЕРАТУРА

- (Ж у з е А. П.) J o u s é A. P. (1973). Diatoms in the Oligocene-Miocene Biostratigraphic zones of the tropical areas of the Pacific Ocean. *Nova Hedwigia*, 45. — Ж у з е А. П. (1974). Олигоцен-миоценовые биостратиграфические зоны диатомей тропической области Тихого океана. В кн.: Микропалеонтология океанов и морей. — Н а j o s М. (1968). Die Diatomeen der miozänen Ablagerungen des Matravorlandes. *Geol. Hungarica*, Ser. Paleontologica, 37. — К о i z u m i J. (1972). Marine diatom flora of the Pliocene Tatsunokuchi formation in Fukushima Prefecture. *Trans. Proceed. Paleontol. Soc. Japan*, N. S., 86. — R a t t r a y J. (1890). A revision of the genus *Coscinodiscus* Ehr. and some allied genera. *Proceed. Royal Soc. Edinburgh*, 16. — S c h r a d e r H. J. (1973). Cenozoic diatoms from the northeast Pacific, leg 18. In: L. D. K u l m, R. von H u e n s et al. Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 18, Washington. — S c h r a d e r H. J. (1974). Revised diatom stratigraphy of the Experimental Mohole Drilling Gvadalupe site. *Proceed. Californ. Acad. Sci.*, 4, ser. XXXIX, 23.

Институт океанологии АН СССР,
Москва.

Получено 1 X 1973.

УДК 582.26 : 551.481.1 (575.1)

В. И. Михайлов

ВИДЫ РОДА *NITZSCHIA* HASS. (*BACILLARIOPHYTA*) В РЕЛИКТОВЫХ ОЗЕРАХ ЗАПАДНОГО УЗБОЯ (ТУРКМЕНСКАЯ ССР)

V. I. M I K H A I L O V. SPECIES OF THE GENUS *NITZSCHIA* HASS.
(*BACILLARIOPHYTA*) IN RELIC LAKES OF WESTERN UZBOI (TURKMENIAN S. S. R.)

При исследовании фитопланктона в пресном и соленых озерах древнего русла Узоя с помощью светового и трансмиссионного электронного микроскопов обнаружено 25 видов и разновидностей рода *Nitzschia* Hass. Из них 8 видов приводятся впервые для Туркмении, а 2 — для континентальных вод СССР. В статье дается краткая экологическая характеристика найденных видов.

Западный Узбой представляет собой древнюю речную долину, происхождение которой описано в работе А. С. Кесь (1939, 1952). Некоторые участки огромного древнего русла и в настоящее время заполнены водой

и образуют соленые озера, которые, очевидно, относятся к группе ультрагалинных водоемов (Коган, 1972). Пресноводные же озера представляют собой старицы древнего узбойского потока, хотя к пресноводным их можно отнести лишь условно, так как вода в них слегка солоноватая.¹ Среди всех водоемов Туркмении озера Узоя являются наиболее интересными в гидробиологическом отношении. При изучении их необходимо принимать во внимание многолетнюю изоляцию этих водоемов и реликтовый характер их флоры и фауны. (Молчанов, 1929; Коган, 1956). На наш взгляд, большой интерес представляет присутствие в одном географическом районе близлежащих водоемов, существенно различающихся по экологическим условиям, особенно по солености воды. Поэтому исследования альгофлоры могут дать интересные сведения о водорослях, обитающих в этих водоемах.

Первые данные о составе фитопланктона озер Западного Узоя содержатся в работе В. И. Старостина (1948), который обнаружил 122 вида и разновидности водорослей, из них 8 представителей рода *Nitzschia*. Более подробные сведения о водорослях названных водоемов можно найти в работах Ш. И. Когана (1959, 1962, 1972, 1973). Этот автор приводит диагнозы и характеристики размеров найденных им видов. В связи с тем, что многие виды *Nitzschia* имеют небольшие размеры и очень тонкую структуру створок, возникают значительные трудности в их определении. Поэтому целью настоящего исследования было получение более полной информации о видах *Nitzschia*, населяющих эти водоемы. Для изучения морфологического строения и тонкой структуры панциря данных водорослей были использованы трансмиссионный электронный микроскоп (ТЭМ), а также световой микроскоп (СМ).

Материалом для нашей работы послужили образцы планктона, бентоса и обрастаний из пресных и соленых озер на месте древнего русла Узоя, собранные автором в октябре 1975 г. Исследовался фитопланктон в озерах Пресный Ясхан, Большое Соленое озеро, Соленый Ясхан и в более мелких соленых водоемах этого района.

Диатомовые водоросли, среди которых заметную роль играют представители рода *Nitzschia*, доминируют в фитопланктоне и бентосе всех изученных озер Узоя, причем среди них преобладают пеннатные диатомеи, относящиеся к родам *Fragillaria*, *Mastogloia*, *Navicula*, *Rhopalodia*. Наблюдения показали, что среди исследованных водоемов наиболее богато видами *Nitzschia* озеро Пресный Ясхан, где обнаружено 19 видов и разновидностей этого рода. Они являются доминирующими в бентосе и обрастаниях этого водоема. Наиболее часто здесь встречаются *N. frustulum* (табл. II, 4—6, см. вклейку), *N. palea* (табл. II, 13), *N. scalaris* (табл. I, 8, 9, см. вклейку), *N. amphibia* (табл. II, 1—3), *N. microcephala* (табл. II, 7—8). В связи с незначительной концентрацией солей в озере Пресный Ясхан большой процент обитающих в нем видов *Nitzschia* составляют солоноватоводные водоросли (80%), такие, как *N. epithemioides* (табл. I, 5—7), *N. apiculata* (табл. I, 2) и др.

В соленых озерах представители этого рода играют заметную роль также в составе фитопланктона и бентоса. На преобладание видов *Nitzschia* в бентосе соленых водоемов указывал Коган (1959). Следует отметить, что в фитопланктоне озера Пресный Ясхан и соленых озер есть много общих видов *Nitzschia*, составляющих 48% от всего их числа, но имеющих в этих водоемах различное обилие.² Коэффициент флористической общности вычислен по Серенсену (Sørensen, 1948). Так, *N. obtusa*, *N. apiculata* и *N. punctata* в соленых озерах встречаются в значительных количествах, а в пресном озере отмечены лишь единичные находки этих водорослей. В то же время *N. fonticola* (табл. II, 14); *N. kuetzingiana* (табл. III, 1—2),

¹ Данные о солености воды этих водоемов представлены в работах Ш. И. Когана, упомянутых в статье (1959, 1972).

² Данные по частоте встречаемости найденных видов *Nitzschia* представлены в таблице таким образом, что можно сравнивать обилие видов в изученных водоемах.

Видовой состав рода *Nitzschia* Hass. в озерах Западного Узоя

Вид	Галоб-ность	Место-обита-ние	Местонахождение			Номер таблицы на вклейке
			озеро Пресный Ясхан	Большое Солёное озеро		
<i>Nitzschia punctata</i> W. Sm.	гл	б	0	1		I, 1, 10
<i>N. apiculata</i> (Grev.) Grun.	мг	б	1	2		I, 2
<i>N. epithemioides</i> Grun.	мг	п	1	2	T	I, 5—7
<i>N. thermalis</i> var. <i>minor</i> Hilse	и	б	1	1		I, 3
<i>N. scalaris</i> W. Sm.	мг	фп	1	0		I, 8, 9
<i>N. dissipata</i> (Kütz.) Grun.	ог	б	1	0		I, 4
<i>N. amphibia</i> Grun.	и	б	1	0		II, 1—3
<i>N. frustulum</i> (Kütz.) Grun.	и	б	3	1		II, 4—6
<i>N. microcephala</i> Grun.	и	б	1	0		II, 7, 8
<i>N. bicapitata</i> Cl.	гл	б	0	1	T	II, 9, 10
<i>N. subtilis</i> var. <i>paleacea</i> Grun.	и	фп	1	0	T	II, 11
<i>N. paleacea</i> Grun.	и	фп	1	0	У	II, 12
<i>N. palea</i> (Kütz.) W. Sm.	и	эп	1	1		II, 13
<i>N. fonticola</i> Grun.	и	б	1	0	У	II, 14
<i>N. kuetzingiana</i> Hilse var. <i>kuetzingiana</i>	ог	эп	1	0		III, 1
<i>N. kuetzingiana</i> var. <i>exilis</i> Grun.	и	эп	1	1	T	III, 2
<i>N. gracilis</i> var. <i>minor</i> Skabitsch.	и	п	1	0	T	III, 3, 4
<i>N. lanceolata</i> f. <i>minor</i> V. H.	мг	б	1	1	T	III, 5, 6
<i>N. ovalis</i> Arn.	мг	б	0	1	У	III, 7
<i>N. bacillariaeformis</i> Hust.	мг	б	0	1	СССР	III, 8
<i>N. obtusa</i> W. Sm.	мг	п	2	3		IV, 1—2
<i>N. lorenziana</i> Grun.	мг	п	0	1		IV, 3—5
<i>N. acicularis</i> W. Sm.	ог	п	1	0		IV, 6—7
<i>Nitzschia</i> sp ₁	—	б	0	1		IV, 8—9
<i>Nitzschia</i> sp ₂	—	б	1	0		IV, 10

Примечание. Местонахождение: 0 — вид не найден, 1 — единично, 2 — редко, 3 — нередко. Галобность: ог — олигогалоб, мг — мезогалоб, и — индифферент, гл — галофилл. У — впервые приводится для исследованных водоемов Узоя, Т — впервые приводится для водоемов Туркмени, СССР — впервые приводится для водоемов Советского Союза. Местообитание: б — бентосный, п — планктонный, фп — факультативно планктонный, эп — эпифитобент.

N. acicularis (табл. IV, 6—7, см. вклейку), *N. dissipata* (табл. I, 4) характерны для пресного озера.

Еще одной особенностью фитопланктона озера Пресный Ясхан в период наших наблюдений было преобладание в нем более мелких форм *Nitzschia*, тогда как в соленых озерах доминировали крупные виды.

Тот факт, что одни и те же виды могут существовать как в озерах со слабоминерализованной водой, так и в ультрагалинных водоемах, свидетельствует об их эвригалинности, обеспечивающей существование данных водорослей в широком диапазоне солёности. Вместе с тем избыточная концентрация солей оказывает в некоторых случаях неблагоприятное воздействие и, очевидно, является одной из причин появления морфологических уродств, выражающихся в изменении формы и структуры панциря (табл. III, 9—10). Такую картину мы наблюдали у найденных в жидком солончаке видов *Nitzschia*, которые из-за этого было невозможно определить.

В процессе электронномикроскопического исследования рода *Nitzschia* мы наблюдали у некоторых видов большое разнообразие в размерах створки, а также изменчивость ряда других признаков. Еще раньше у таких полиморфных видов, как *N. kuetzingiana*, *N. palea* и *N. fonticola* из Волжских водоемов, мы определяли отношение (*K*) числа штрихов к числу килевых точек и это отношение возвели в ранг самостоятельного таксономического признака (Михайлов, 1975).

Экземпляры, обнаруженные нами в озере Пресный Ясхан, имели несколько более грубую структуру, чем образцы тех же видов из Волжских водохранилищ (Михайлов, 1976), и соответственно несколько иное число

штрихов и килевых точек. Однако математическое отношение чисел этих элементов у волжских и туркменских представителей *N. kuetzingiana* и *N. palea* оказалось одинаковым, что свидетельствует о достаточном постоянстве этого таксономического признака.

Все виды *Nitzschia*, найденные в реликтовых водоемах Западного Узоя, приведены в таблице, которая содержит краткие сведения об их экологии, обилии и местонахождениях.

Данные, представленные в этой таблице (25 видов и разновидностей *Nitzschia*), позволяют сравнить по видовому составу озеро Пресный Ясхан и Большое Соленое Озеро, которое выделяется среди других солоноватоводных водоемов обилием видов этого рода. В нем найдены все виды, обнаруженные нами в соленых озерах Узоя.

В исследованных водоемах найден ряд редких и интересных представителей рода *Nitzschia*. Кроме таксонов, имеющих довольно широкое распространение, обнаружено 8 видов и разновидностей, новых для изученных нами водоемов и для водоемов всей Туркмении. *N. bicipitata* (табл. II, 9, 10) и *N. bacillariaeformis* (табл. III, 8) впервые найдены в континентальных водоемах СССР. Описания и диагнозы редких видов будут приведены нами в отдельной статье.

ЛИТЕРАТУРА

- К е с ь А. С. (1939). Русло Узоя и его генезис. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 30. — К е с ь А. С. (1952). Происхождение Узоя. Изв. АН СССР, сер. геогр., 1. — К о г а н Ш. И. (1956). Растительность озер Западного Узоя. Изв. АН Туркм. ССР, 3. — К о г а н Ш. И. (1959). Материалы по альгофлоре озер Западного Узоя. Изв. АН Туркм. ССР, 1. — К о г а н Ш. И. (1962). Новые диатомовые водоросли из соленых озер Западного Узоя. Бот. матер. отд. спор. раст., 15. — К о г а н Ш. И. (1972). Водоросли водоемов Туркменской ССР, кн. 1. — К о г а н Ш. И. (1973). Водоросли водоемов Туркменской ССР, кн. 2. — М и х а й л о в В. И. (1975). Морфологическая изменчивость двух видов рода *Nitzschia* Hass., обрастающих колонии планктонных синезеленых водорослей. Бот. ж., 60, 3. — М и х а й л о в В. И. (1976). Виды рода *Nitzschia* Hass. в Волжских водохранилищах. Бот. ж., 61, 4. — М о л ч а н о в Л. А. (1929). Происхождение пресноводных озер Узоя. Изв. Гос. гидролог. инст., 25. — С т а р о с т и н В. П. (1948). Материалы по гидробиологии реликтовых озер Узоя. Изв. Туркм. ФАН СССР, 1. — S ö r e n s e n Т. (1948). A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. Kongel. Danske videnscap. Selskab. Biol. Kriker., 5, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 II 1976.

:УДК 581.824.1 : 582.47 : 551.763 (575)

3. 3. Ташмухамедова

ИСКОПАЕМЫЕ ДРЕВЕСИНЫ ХВОЙНЫХ ИЗ МЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ АУМИНЗАТАУ (ЮГО-ЗАПАДНЫЙ КЫЗЫЛКУМ)

Z. Z. T A S H M U K H A M E D O V A. FOSSIL CONIFEROUS WOODS
FROM CRETACEOUS DEPOSITS OF AMINZATAU (SOUTH-WESTERN KYZYLKUM)

Излагаются некоторые результаты микроскопического изучения меловых древесин Юго-Западного Кызылкума (Узбекистан). В итоге было установлено наличие здесь двух видов хвойных — *Araucarioxylon kiliense* Ogura и *Taxodioxylon albertense* (Penhalow) Shimakura.

Дается анатомическое описание выявленных видов и приводится их распространение.

Летом 1974 г. экспедиция Института ботаники АН Узбекской ССР посетила меловые отложения горы Ауминзатау, которые представлены, по М. Эгамбердыеву (1963), закудукской свитой, относящейся к сено-

манскому разрезу. В этой свите преобладают мелкогалечные конгломераты, состоящие из неотсортированных, в разной степени окатанных обломков кварца, полосчатых темно-серых кремнистых пород, песчаников, алевролитов и глин пестрой окраски.

Закудукская свита лежит на верхней песчанисто-глинистой свите альба и прикрывается сарбатырской глинистой зеленоцветной свитой. В отложениях закудукской свиты в районе Аччини-сая были собраны ископаемые древесины в количестве 113 образцов. Древесины представлены небольшими обломками коричневого и темно-коричневого цветов. Это первые находки ископаемых древесин в Ауминзатау.

Предметом настоящего исследования являются образцы древесины №№ 30 и 54. В результате анатомического изучения установлена принадлежность их к родам *Taxodioxyton* Gothan и *Araucarioxyton* Kraus соответственно. Описание изученных древесин приводится ниже.

Araucarioxyton kiiense Ogura

Образец № 54 (табл. I, 1—4, см. вклейку) представлен одним куском окремневшей древесины, имеющей хорошую сохранность, размером 4×14 см, темно-коричневого цвета.

Микроскопическое описание. Годичные кольца выражены. Ранняя древесина постепенно переходит к поздней. Трахеиды ранней древесины тонкостенные (толщина оболочек 4—5 мкм), поздней — толстостенные (толщина оболочек до 6 мкм). Полость ранних трахеид на поперечных срезах округло-овальная, диаметр ее 35—40 мкм, полость поздних трахеид округло-квадратная и пятиугольная, диаметр 25—30 мкм (табл. I, 1). Смоляные ходы отсутствуют. Древесная паренхима не встречается. На тангентальных стенках трахеид встречаются окаймленные поры диаметром 25—30 мкм. Сердцевинные лучи однорядные, высота лучей от 1 до 9, иногда до 16 слоев клеток. Клетки лучей на тангентальных срезах округло-овальные, размер 30—35×20—25 мкм (табл. I, 2). Окаймленные поры на радиальных стенках трахеид араукариовидные, расположены в одном, двух, редко в трех рядах (табл. I, 3), очень смятые.

Поры на полях перекреста мелкие, округлые, местами яйцевидные, диаметр их 20—30 мкм. Количество пор на поле перекреста 1—2 (3—6); поры расположены в одном или двух горизонтальных рядах. Горизонтальные и поперечные стенки лучевых клеток гладкие (табл. I, 4).

Обоснование определения. Наличие араукариовидной поровости трахеид и мелких пор на полях перекреста характерно для рода *Araucarioxyton* Kraus. По характеру пор на полях перекреста и типу поровости, гладкости стенок лучевых клеток изученный образец относится к виду *Araucarioxyton kiiense*, описанному Огурой (Ogura, 1944) из нижнего мела Японии. Позже этот вид был обнаружен Нишидой (Nishida, 1962) в этих же отложениях. На территории СССР этот вид установлен впервые.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Ауминзатау (Юго-Западный Кызылкум). Возраст — сеноман. Изученные образцы хранятся в Институте ботаники АН УзССР (г. Ташкент).

На территории Узбекистана остатки представителей араукариевых известны в виде отпечатков листьев, ископаемых древесин, шишек, пыльцы, начиная со среднего карбона. Так, ископаемая древесина и пыльца описаны из среднего карбона Кураминского хребта и из перми хребта Гузан. В юрских отложениях Ферганы (Мадыген) и Гиссарского хребта найдены остатки растений (облиственные побеги, шишки, древесины), сходные с араукариевыми из триаса. В мелу Ферганы и Центрального Кызылкума обнаружены остатки растений, относимых к араукариевым, в виде веток, пыльцы, шишек и древесины (Худайбердыев и др., 1971).

Настоящая находка дополняет наши сведения о распространении араукариевых в мелу на территории Узбекистана.

Taxodioxylon albertense (Penhallow) Shimakura

Образец № 30 (табл. II, 1—4, см. вклейку). Небольшие кусочки окремневшей древесины, размером 3×8.5 см, коричневого цвета.

Микроскопическое описание. Годичные слои заметные. Ранняя древесина постепенно переходит к поздней. Древесина состоит из трахеид, лучевой и тяжелой паренхимы. Трахеиды ранней древесины тонкостенные (толщина оболочек 2—3 мкм), поздней древесины — толстостенные (толщина оболочек до 6 мкм). Полость ранних трахеид крупная, в очертании квадратная и пятиугольная, диаметр 50—70 мкм; полость поздних трахеид округло-квадратная, диаметр 35—50 мкм (табл. II, 1). Смоляные ходы отсутствуют. Встречается древесная паренхима. Стенки паренхимных клеток гладкие. На тангентальных стенках трахеид встречаются окаймленные поры, диаметр их 30—40 мкм. Сердцевидные лучи высокие, однородные, местами двурядные. Высота лучей от 1 до 60 клеток (обычно от 3 до 9 клеток). Клетки лучей на тангентальном срезе заполнены темно-окрашенным веществом, они округло-овальные, размер их 35—45×25—30 мкм (табл. II, 2). Окаймленные поры встречаются на радиальных стенках трахеид (табл. II, 3), они очень смятые. Поры на полях перекреста таксоидиоидные, округло-овальные, диаметр их 16—18 мкм. Количество пор на поле перекреста от 1 до 2(3). Горизонтальные и поперечные стенки лучевых клеток гладкие (табл. II, 4).

Обоснование определения. По характеру поровости трахеид, пор полей перекреста и высоте лучей исследуемый образец относится к роду *Taxodioxylon* Gothan. Таксоидиоидные поры на полях перекреста, мелкие поры на тангентальных стенках трахеид и гладкость стенок лучевых клеток свидетельствуют о тождественности изученного образца с видом *Taxodioxylon albertense* (Penhallow) Shimakura, описанным Пенхалловым (Penhallow, 1908) из меловых отложений Альберты (Северная Америка). Подобная древесина была изучена также Шимакурой (Shimakura, 1937) из меловых отложений Восточной Азии. На территории СССР этот вид установлен впервые.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Ауминзатау (Юго-Западный Кызылкум). Возраст — сеноман. Изученные образцы хранятся в Институте ботаники АН УзССР (г. Ташкент).

Современные представители *Taxodiaceae* распространены главным образом в северной умеренной зоне. В южном полушарии встречается лишь один род *Athrotaxis* (Тасмания).

В мелу и в третичное время таксодиевые были очень многочисленны и широко распространены в северном полушарии. На территории Узбекистана ископаемые остатки представителей этого семейства известны с раннего мела. Их пыльца найдена в меловых отложениях Устюрта, Приаралья, Кызылкума, Ферганы, юго-западных отрогов Гиссарского хребта и в верхнемеловых отложениях Ферганской депрессии.

Древесины известны из верхнемеловых отложений Приташкентского района и Туркестанского хребта. В палеогене Устюрта известны древесина и отпечатки побегов (Худайбердыев и др., 1974).

ЛИТЕРАТУРА

- Худайбердыев Р. Х., Т. А. Сикстель, Л. И. Савицкая, Ю. М. Кузичкина и др. (1974). Материалы к истории формирования растительности. Растительный покров Узбекистана: 189—194. — Эгамбердыев М. (1963). Литология верхнемеловых осадочных формаций Кызылкумов: 161—163. — Nishida M. (1962). On some petrified plants from the Cretaceous of Choshi, Chiba prefecture. Jap. Bot., 18: 88—89. — Ogura J. (1944). Notes on fossil woods from Japan and Manchoukuo. Jap. Bot., 13: 345—365. — Penhallow D. (1908). Report on collection of fossil woods from the Cretaceous of Alberta. Ottawa Naturalist, 4, 82. — Shimakura M. (1937). Studies on fossil woods from Japan and adjacent lands. 2. The Cretaceous woods from Japan, Saghalien and Manchoukuo. Sci. Rep. Tohoku. Imp. Univ., ser. 2, Geol., 19: 46—47.

Институт ботаники АН УзССР,
г. Ташкент.

Получено 15 V 1975.

П. Чопанов, В. Н. Юрцев

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ЗЛАКОВ
ТУРКМЕНИИ. IIP. CHOPANOV, V. N. YURTSEV. CHROMOSOME NUMBERS
OF SOME GRASSES OF TURKMENIA. II

Сообщаются данные о числах хромосом 71 вида, 5 подвидов и 1 разновидности злаков Туркмении. Для 17 видов и подвидов хромосомные числа определены впервые, а для 4 таксонов установлены их новые значения.

Данная статья является продолжением нашего предыдущего сообщения (Чопанов, Юрцев, 1973). В работе приводятся хромосомные числа 77 видов и внутривидовых таксонов злаков, собранных П. Чопановым в различных районах Туркмении. Образцы изученных видов хранятся в Гербарии Института ботаники АН Туркменской ССР (Ашхабад).

Определение хромосомных чисел мы проводили на постоянных микротомных препаратах кончиков корней. Толщина срезов составляла 12 мкм. Для получения материала семена проращивались при комнатной температуре в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге. Корешки фиксировали уксусным спиртом (1 : 3), окрашивали гематоксилином по Гейденгайну. Хромосомные числа определил В. Н. Юрцев.

Данные о происхождении исследованного материала и о хромосомных числах изученных нами видов приводятся в таблице.

Как видно из таблицы, числа хромосом у 17 таксонов определены впервые, а для 4 установлены новые их значения. Коротко прокомментируем данные о видах, у которых хромосомные числа нами определены впервые или наши сведения расходятся с материалами других авторов.

Aristida plumosa, распространенный в песках Каракум, согласно нашему определению, имеет $2n=22$.

Bromopsis paulsenii ssp. *turkestanica* в Туркмении встречается только в верхнем поясе гор Кугитанг. По нашим данным, у этого подвида $2n=42$.

Для *Bromus danthoniae* указано число хромосом $2n=14$ (Хромосомные числа цветковых растений, 1969). У этого вида, собранного в Туркмении, $2n=28$.

Род *Echinochloa* Beauv. представлен во флоре Туркмении двумя видами: *E. crus-galli* и *E. oryzoides*.

Число хромосом у *E. oryzoides* определено впервые — $2n=54$. Этот вид является специализированным сорняком рисовых полей в Туркмении.

У *Elymus longe-aristatus* ssp. *litvinovii* число хромосом определено также впервые — $2n=28$. Этот подвид встречается довольно редко на каменистых склонах в верхнем поясе Копетдага и является эндемом.

Elymus transhyrcanus растет в Туркмении на каменистых и глинистых склонах гор на высоте более 1800 м над ур. м. Хромосомное число этого вида определено впервые — $2n=56$; возможно, что он является октоплоидным.

Небольшой род *Enneapogon* Desv. ex Melch., насчитывающий 8 видов (Рожевиц, 1937), в кариологическом отношении почти не исследован. В Туркмении он представлен одним видом *E. persicus*, встречающимся в предгорьях в каменистых местах. Хромосомное число у него определено впервые — $2n=20$.

Для *Eremopyrum bonaepartis* var. *sublanuginosum* (*E. hirsutum* (Bertol.) Nevski) в литературе приводится $2n=14$ (Хромосомные числа. . . , 1969; Index to plant chromosome numbers. . . , 1973). У этой разновидности, по нашим данным, $2n=28$.

Henrardia glabriglumis встречающийся на сухих глинистых склонах предгорьев (Чопанов, 1959) имеет $2n=14$.

Числа хромосом некоторых злаков Туркмении

Вид	2n		Место и дата сбора материала
	определения других авторов	данные авторов статьи	
<i>Aegilops cylindrica</i> Host	14, 28 *	28	Копетдаг, Гаудан, 25 VII 1968
<i>A. tauschii</i> Coss.	14 (Флора пейской СССР, 1)	Евро-части 14	Копетдаг, южнее Яблоновки, 28 V 1968
<i>A. triuncialis</i> L.	28 *	28	Ашхабад, 7 VII 1972
<i>Aeluropus littoralis</i> (Gouan) Parl.	20, 30 *	20	15—20 км западнее Теджена, 27 VI 1967
<i>Alopecurus arundinaceus</i> Poir.	28 *	28	Кугитанг, 1 V 1973
<i>Anisantha rubens</i> (L.) Nevski	28 (Флора пейской СССР, 1)	Евро-части 28	Кугитанг, Базар-Депе, 26 V 1973
<i>A. sterilis</i> (L.) Nevski	14 (Флора пейской СССР, 1)	Евро-части 14	Кугитанг, Базар-Депе, 26 V 1973
<i>A. tectorum</i> (L.) Nevski	14 *	14	Ашхабад, Куртлинское озеро, 29 V 1968
<i>Apera interrupta</i> (L.) Beauv.	14, 28 *	14	Карабиль, 27 V 1964
<i>Aristida plumosa</i> L.	—	22	Вблизи Небит-Дага, 10 IX 1972
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) J. et C. Presl	14, 28 *	14	Ашхабадский р-н, Карадамак, 14 VI 1971
<i>Avena ludoviciana</i> Durieu	42, 44 *	42	10—15 км к западу от Арваза, 12 VIII 1968
<i>Boissiera squarrosa</i> (Banks et Soland.) Nevski	14 *	14	Кугитанг, западнее озера, 27 V 1973
<i>Brachiaria eruciformis</i> (Smith) Griseb.	18 *	18	Ашхабадский р-н, Кешпи, 12 IX 1953
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) Beauv.	18 *	18	Кара-Калинский р-н, Дайне, 12 VIII 1968
<i>Bromopsis paulsenii</i> (Hack.) Holub. ssp. <i>turkestanica</i> (Drob.) Czopan.	—	42	Кугитанг, зап. склоны г. Айри-Баба, 13 IX 1964
<i>Bromus briziformis</i> Fisch. et Mey.	14 *	14	В ущелье севернее Гаудана, 17 VI 1968
<i>B. danthoniae</i> Trin.	14 *	28	Карабиль, 28 V 1969
<i>B. japonicus</i> Thunb.	14 *	14	Бабарап, 23 V 1968
<i>B. lanceolatus</i> Roth	28 *	28	Тахта-Базарский р-н, совхоз «Победа», 24 V 1967
<i>B. sericeus</i> Drob.	14 *	14	Кугитанг, родник Кайнар-Баба, 24 V 1973
<i>B. severtzovii</i> Regel	28 *	28	Ашхабад, 7 VII 1972
<i>Chloris villosa</i> (Desf.) Pers.	—	20	Кара-Калинский р-н, Богундар, 15 VIII 1968
<i>Cutandia memphitica</i> (Spreng.) Benth.	14 (Соколовская, 1971)	14	Южнее Куртлинского озера, 5 V 1970
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	18 *	18	Ашхабадский р-н, Карадамак, 16 VIII 1972
<i>Digitaria ischaemum</i> (Schreb.) Muehl. ssp. <i>asiatica</i> (Tzvel.) Tzvel.	—	36	Ашхабад, в газоне, 30 VII 1971
<i>D. sanguinalis</i> (L.) Scop.	18, 36, 54 *	36	Ашхабад, 12 IX 1970
<i>Echinaria capitata</i> (L.) Desf.	18 *	18	Чандыро-Сумбарский водораздел, 17 VIII 1955
<i>Echinochloa oryzoides</i> (Ard.) Fritsch	—	54	Тахтинский р-н, 12 X 1965
<i>Elymus longe-aristatus</i> (Boiss.) Tzvel. ssp. <i>litvinovii</i> Tzvel.	—	28	Копетдаг, г. Душак, 30 VII 1968
<i>E. transhyrcanus</i> (Nevski) Tzvel.	—	56	Копетдаг, г. Тогаев, 14 VIII 1967

* Эти данные приводятся по справочнику «Хромосомные числа цветковых растений» (1969).

Вид	2n		Место и дата сбора материала
	определения других авторов	данные авторов статьи	
<i>Elytrigia trichophora</i> (Link) Nevski	42 (Флора Европейской СССР, 1)	42	Ашхабад, 5 VII 1972
<i>Enneapogon persicus</i> Boiss.	—	20	Кугитанг, 24 V 1973
<i>Eremopoa songarica</i> (Schrenk) Roshev.	28 *	28	Кугитанг, 2 V 1973
<i>Eremopyrum bonaepartis</i> (Spreng.) Nevski var. <i>sublanuginosum</i> (Drob.) Melderis (<i>E. hirsutum</i> (Bertol.) Nevski)	14 *	28	Копетдаг, Гермаб, 27 V 1972
<i>E. triticeum</i> (Gaerth.) Nevski	14 *	14	Копетдаг, Мерген-Олен, 3 VIII 1967
<i>Erianthus ravennae</i> (L.) Beauv.	20, 60 *	20	Сакар, бахчесовхоз
<i>Festuca valesiaca</i> Schleich. ex Gaudin	14, 28, 42 *	42	Копетдаг, Гаудан, 15 VII 1968
<i>Glyceria plicata</i> Fries	28, 40 *	40	Кугитанг, у арыка, 22 VI 1964
<i>Henrardia glabriglumis</i> (Nevski) Ovcz.	—	14	Кугитанг, 27 VI 1964
<i>H. persica</i> (Boiss.) C. E. Hubb.	14 *	14	Копетдаг, г. Душак, 18 VIII 1960
<i>Heteranthelium piliferum</i> (Banks et Soland.) Hochst.	14 *	14	Кугитанг, 27 V 1973
<i>Hordeum bogdanii</i> Wilensky	14 *	14	Копетдаг, восточнее Караула, 20 VIII 1971
<i>H. bulbosum</i> L.	14, 28 *	28	Пос. Бабарап, 5 VII 1972
<i>H. leporinum</i> Link	14, 28 *	28	Кугитанг, 3 VI 1973
	14, 28, 42 *	42	Копетдаг, Гермаб, 24 V 1968
<i>H. spontaneum</i> C. Koch	14 *	14	Кугитанг, 22 VI 1961
<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	14, 28, 42, 70 *	28	Ашхабад, 30 V 1971
<i>Leymus kopetdaghensis</i> (Roshev.) Tzvel.	—	56	Копетдаг, Гаудан, 20 IX 1972
<i>Lolium perenne</i> L.	14, 28 *	14	Пос. Карадамак, 22-VI 1971
<i>L. rigidum</i> Gaudin	14 *	14	Ашхабад, 7 VII 1972
<i>L. temulentum</i> L.	14, 28 *	14	Кугитанг, 1 V 1973
<i>Melica persica</i> Kunth ssp. <i>inaequiglumis</i> (Boiss.) Bor	—	18	Копетдаг, южнее Яблоновки, 21 XI 1972
<i>M. ciliata</i> L. ssp. <i>taurica</i> (C. Koch) Tzvel.	18 *	18	Копетдаг, г. Душак, 26 VIII 1971
<i>Phalaris minor</i> Retz.	28 *	28	Тахта-Базарский р-н, 26 V 1967
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rausch.	28 (Флора Европ. ч. СССР, 1)	28	Пос. Карадамак, 28 VI 1971
<i>Piptatherum vicarium</i> (Grig.) Roshev.	—	20	Копетдаг, ущелье Каранки, 23 VI 1973
<i>Poa bulbosa</i> ssp. <i>vivipara</i> (Koel.) Arcang.	14, 28, 56 *	56	Между Гермабом и Хейрабадом, 24 VI 1968
<i>P. pratensis</i> L.	28, 56, 70 *	56	Севернее Гаудана, 8 VI 1970
<i>P. relaxa</i> Ovcz.	42 *	42	Копетдаг, г. Душак, 30 VII 1968
<i>Polypogon semiverticillatus</i> (Forssk.) Hyl.	28 *	42	Кугитанг, 27 V 1973
<i>Puccinellia gigantea</i> (Grossh.) Grossh.	14 (Соколовская, Пробатова, 1975)	14	Аул Келеджар, 27 IX 1963
<i>Secale cereale</i> L.	14, 16, 18 *	14	Иолотанский р-н, совхоз «Красное знамя», 14 VI 1973
<i>S. silvestre</i> Host	14, 14—16 *	14	Тахта-Базарский р-н, 13 VI 1973
<i>Setaria viridis</i> (L.) Beauv.	18, 35 *	18	Тахтинский р-н, 4 X 1968

Вид	2n		Место и дата сбора материала
	определения других авторов	данные авторов статьи	
<i>Sphenopus divaricatus</i> (Gouan) Reichb.	12 *, 28, 54 (Index to plant. . . , 1973)	24	Ашхабадский р-н, 26 V 1968
<i>Stipa capillata</i> L.	44 *	44	Копетдаг, г. Душак, 25 VIII 1971
<i>S. holosericea</i> Trin.	—	44	Хосардаг, 13 VI 1971
<i>S. lessingiana</i> Trin. et Rupr.	44 *	44	Копетдаг, г. Душак, 29 VII 1963
<i>S. lingua</i> Junge	—	44	Между Чаеком и Чули, 30 VI 1972
<i>S. litwinowiana</i> P. Smirn.	—	24	Бахарденский р-н, 17 VIII 1965
<i>S. trichoides</i> P. Smirn.	—	40	Копетдаг, г. Душак, 19 VIII 1968
<i>Taeniatherum asperum</i> (Simonk.) Nevski	14 *	14	Сев.-зап. ст. Келиф, 23 V 1973
<i>T. crinitum</i> (Schreb.) Nevski	14 *	14	Между Гермабом и Хейрабадом, 25 VIII 1971
<i>Trachynia distachya</i> (L.) Link	30 *	30	Кугитанг, 9 VI 1967

Род *Leymus* Hochst. в Туркмении представлен 6 видами (Чопанов, 1973). *L. kopetdaghensis* довольно редко встречающийся в Копетдаге, по нашим данным, имеет $2n=56$.

Melica persica ssp. *inaequiglumis* в Туркмении изредка встречается на сухих каменистых склонах гор и предгорий на высоте 700—2000 м над ур. м. У этого подвида число хромосом определено нами впервые — $2n=18$.

Род *Piptatherum* Beauv. представлен в Туркмении 8 горными видами (Чопанов, 1973).

Piptatherum vicarium произрастает на каменистых склонах гор на высоте 1000—2000 м над ур. м. Его хромосомное число — $2n=20$ — определено впервые.

У *Polypogon semiverticillatus*, по литературным данным, $2n=28$ (Хромосомные числа. . . , 1969; Index to plant. . . , 1973); по нашим данным, у него $2n=42$.

Для *Sphenopus divaricatus* указываются числа хромосом $2n=12$ (Хромосомные числа. . . , 1969); $2n=28$, $2n=54$ (Index to plant. . . , 1973). По нашим данным, этот вид в Туркмении имеет $2n=24$.

Род *Stipa* L. представлен в Туркмении 15 видами. Он является одним из полиморфных родов злаков. Нами впервые определены хромосомные числа для 4 видов ковылей. Из них 3 вида — *S. holosericea*, *S. lingua* и *S. trichoides* — тетраплоиды, а 1 вид — *S. litwinowiana* — диплоид.

ЛИТЕРАТУРА

Определитель растений Средней Азии. (1968). I. — Рожевиц Р. Ю. (1937). Злаки. — Рожевиц Р. Ю. (1951). Критический обзор рода *Piptatherum* Beauv. Бот. матер. гербария Ботанического института АН СССР (Ленинград). 14. — Соколовская А. П. (1971). Соотношение числа диплоидных и полиплоидных видов растений во флоре песчаной пустыни Каракумы. Вестн. Лен. ун-та, 15, Биология, 3. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1975). Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР. I. Бот. ж., 60, 5. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Цвелев Н. Н. (1972). Новые таксоны злаков (*Poaceae*) флоры СССР. Нов. сист. высш. раст., 9. — Цвелев Н. Н. (1973а). Обзор видов трибы *Triticeae* Dum. семейства злаков (*Poaceae*) во флоре СССР. Нов. сист. высш. раст., 10. — Цвелев Н. Н. (1973б). Заметки о злаках флоры СССР, 7. Нов. сист. высш. раст., 10. — Цвелев Н. (1975). Конспект злаков (*Poaceae*) флоры СССР, 1. Нов. сист. высш. раст., 12. — Черев

панов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). — Чопанов П. (1959). Конспект злаков флоры Туркмении. Тр. Инст. бот. АН Туркм. ССР, V. — Чопанов П. (1973). Определитель злаков Туркмении. — Чопанов П., В. Н. Юрцев. (1973). Хромосомные числа некоторых злаков Туркмении. Бот. ж., 58, 2. — Флора Европейской части СССР. (1974). I. — Флора СССР. (1934). II. — Флора Туркмении. (1932). I. — Index to plant chromosome numbers, 1967—1971. (1973). «Regnum veg.», 90. Utrecht. — Holub J. (1973). New names Phanerogamae 2. Folia geobotanica et phytotaxonomica, 8, 2, Praha.

Институт ботаники АН ТуркмССР,
г. Ашхабад

Получено 9 IV 1975.

и

Всесоюзный научно-исследовательский
институт лекарственных растений,
г. Москва.

УДК 581.9 (470.11)

П. М. Добряков, Е. В. Симачева

О ФЛОРЕ ПИНЕЖСКО-ВЕРХНЕКУЛОЙСКОГО РАЙОНА (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

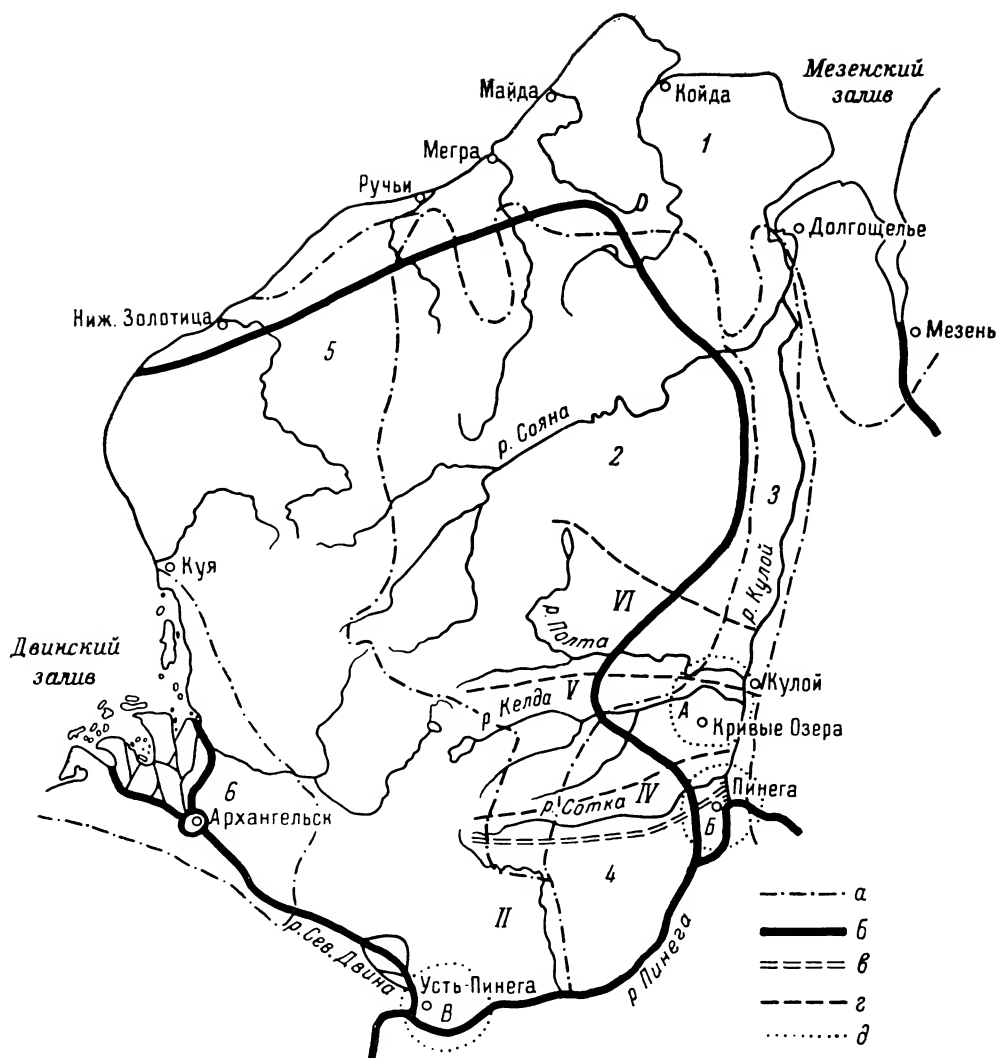
P. M. DOBRYAKOV, E. V. SIMACHEVA. ON THE FLORA
OF THE PINEGA-VERKHNECULOISK REGION (ARKHANGELSK DISTRICT)

В результате изучения флоры нижнего течения р. Пинеги и верхнего течения р. Кулоя в последние годы авторы, с учетом материалов предшествовавших исследований, составили список 734 видов высших растений. Анализ списка показывает большое богатство нижнепинежской флоры по сравнению с верхнекулойской. Это хорошо демонстрируют данные о конкретных флорах, выделенных в пределах рассматриваемого района.

Большой интерес для ботаников представляет территория, расположенная на северо-западе Пинежского и северо-востоке Холмогорского районов Архангельской области, в бассейнах рек Пинеги (в ее нижнем течении от дер. Кулогоры до впадения в Северную Двину) и левобережных притоков Кулоя — Сотки, Келды и Полты. Этот район, который по своему географическому положению может быть назван Пинежско-Верхнекулойским, отличается большим многообразием форм рельефа. Большая часть его, занимающая юго-восточную часть Беломорско-Кулойского плато, возвышенная. К югу и востоку от плато простираются Пинежская и Кулойская долины, или Пинего-Кулойская низина (по геоморфологическому районированию Ю. А. Савинова, 1968), ограниченная от плато довольно крутым Беломорско-Кулойским уступом (Зеккель, 1934, 1939), пересекающим реки Сотку, Келду и Полту соответственно на 28-м, 53-м и 84-м километрах от их устьев (см. рисунок). Плато сложено гипсами, известняками, доломитами и другими породами каменноугольного и пермского возрастов, которые залегают близко к поверхности и перекрываются тонким плащом четвертичных отложений. Ближе всего к дневной поверхности древние породы залегают в районе уступа. Глубокие речные долины, рассекающие плато на значительном протяжении, обнажают палеозойские породы, которые образуют местами высокие, крутые обрывы, сложенные гипсами и известняками с примыкающими к ним осыпями из продуктов разрушения скальных пород, или возвышаются отвесной стеной над водой.

Близкое залегание к поверхности гипсов и известняков обуславливает значительное развитие карстовых явлений. Карстовые формы рельефа, представленные провальными воронками, котловинами, логами и карстово-эрозийными оврагами, суффозиальным карстом, выражены в той или иной степени на всей территории района.

Четвертичная история наложила свой отпечаток на рельеф верховьев рек Сотки, Келды, Полты и древних террас Пинежской и Кулойской долин



Картохема Беломорско-Кулойского края.

а — границы геоботанических районов (Леонтьев, 1935): 1 — зимнебережный приморский район, 2 — западно-кулойский район еловых и елово-лиственных лесов, 3 — болотистый район Кулойской низменности, 4 — Верхне-Кулойский, карстовый район, 5 — Двинско-Золотицкий еловый район, 6 — район дельты Северной Двины; б — Беломорско-Кулойский уступ; в — граница между Нижне-пинежским и Верхнекулойским бассейнами; г — границы бассейнов левобережных притоков р. Кулой; д — контуры территорий конкретных флор; А — конкретная флора окр. пос. Кривые Озера; Б — конкретная флора окр. пос. Пинега; В — конкретная флора окр. пос. Усть-Пинега; II — Нижне-пинежский р-н; IV — бассейн р. Сотки; V — бассейн р. Келды; VI — бассейн р. Полты.

в виде камов, озов и моренных холмов. Местность характеризуется значительным количеством озер, различных по величине и по происхождению — старичных, карстовых, ледниковых.

Многообразие форм рельефа, их литологический состав и геологическая история обуславливают специфические сочетания местообитаний растений и формирование разнообразных растительных группировок. Это отражается и в многообразии слагающих флору географических и генетических элементов, в ее богатстве реликтовыми видами.

Флора известняковых обнажений среднего и нижнего течений р. Сотки и верхнего течения р. Кулой привлекала внимание многих ботаников (см. Добряков, 1972). В результате их исследований выявлено большинство видов реликтового комплекса Кулойско-Пинежского района. Иные местообитания с присущими им видами, подчас не менее интересными для изучения истории формирования флоры в целом, оставались почти неизученными.

Детальное флористическое исследование Пинежско-Кулойского района, в частности бассейнов рек Сотки, Келды, Полты и частично р. Пинеги, было предпринято в 1966—1970 гг. коллективом кафедры высших растений Ленинградского университета совместно с ботаниками Коми филиала АН СССР под руководством А. И. Толмачева. В эти же годы в Пинежско-Верхнекулойском районе вели геоботанические исследования Д. Н. Сабуров (1972) и В. И. Кашин (1971), сопровождая их сбором гербария. Некоторые материалы о флоре окрестностей пос. Пинега получены от А. А. Гасконского, Л. И. Корконосовой, О. А. Мухомовой и из Пинежского музея. Исследование конкретной флоры в окрестностях пос. Усть-Пинега проводилось в 1971 г. П. М. Добряковым и студентами кафедры ботаники Ленинградского университета И. А. Беатус, Т. Н. Крестовской, Т. Д. Шиммель.

В ходе полевых работ в Пинежско-Верхнекулойском районе в 1966—1972 гг. собрано более 8000 листов гербария. Результаты флористического исследования бассейнов рек Сотки, Келды и Полты освещены в ряде дипломных работ, выполненных под руководством Толмачева студентами Ленинградского университета: В. И. Симачевым («Флора бассейна реки Сотки», 1970); Ю. П. Кожевниковым («Материалы к флоре бассейна р. Полты. Архангельская область», 1970); Е. В. Симачевой («Сравнительная характеристика флор рек Сотки, Келды и Полты, бассейна реки Кулоя», 1970).

Ниже приводится список флоры Пинежско-Верхнекулойского района, составленный нами на основе материалов, хранящихся в гербариях Ленинградского университета, Ботанического института АН СССР, Коми филиала АН СССР (табл. 1). При его составлении использованы также литературные данные и полевые наблюдения.

В табл. 1 приводятся списки видов высших растений Нижнепинежской части исследованного района — Нижнепинежья (II) и Верхнекулойского левобережья (III), включающего территории бассейнов рек Сотки (IV), Келды (V), Полты (VI), а также списки трех конкретных флор: окрестностей пос. Кривые Озера (А), окрестностей пос. Пинега (Б), окрестностей пос. Усть-Пинега (В).¹ Исследование их проведено на основе учения о конкретных или элементарных флорах (Толмачев, 1931, 1932, 1935, 1941, 1970). Был использован также опыт исследования конкретных флор бореального типа, накопленный в последние годы кафедрой ботаники Ленинградского университета (Толмачев, 1970; Миняев, Шмидт, 1970; Шмидт, 1972; Баранова, 1973).

Помимо вышеуказанных дикорастущих видов, на территории района отмечены следующие растения, возделываемые на полях и огородах или используемые при озеленении поселков (при ограниченном распространении вида в культуре; цифра в скобках указывает на район, в котором он встречается): *Pinus sibirica* (Б), *Avena sativa*, *Hordeum distichum*, *H. vulgare*, *Secale cereale*, *Allium cepa*, *A. sativum*, *Populus* sp. (Б); *Cannabis sativa* (II); *Beta vulgaris* (II); *Aquilegia vulgaris* (Б); *Papaver somniferum*, *Brassica napus* (II), *B. oleracea* (II), *B. rapa* (II); *Raphanus sativus* (II); *Fragaria moschata* (Б); *Caragana arborescens* (II); *Pisum arvense* (II); *P. sativum*; *Vicia sativa* (II, III); *Anetum graveolens* (II); *Daucus sativus*; *Syringa vulgaris* (II); *Solanum tuberosum*; *Viburnum opulus* (II); *Helianthus annuus* (II).

Некоторые из перечисленных видов встречаются как сорные или рудеральные (*Avena sativa*, *Hordeum distichum*, *H. vulgare*, *Secale cereale*, *Pisum sativum*, *P. arvense*, *Vicia sativa*). Как заносное сорное растение в окрестностях станции Пинега отмечена *Triticum aestivum*. Для озеленения поселков используются преимущественно местные дикорастущие виды древесных и кустарниковых растений, а также местные травянистые многолетники: *Aconitum excelsum*, *Delphinium elatum*, *Senecio nemorensis*.

Большая часть видов культурных растений, приведенных в нашем списке, зарегистрирована в наиболее обжитой части района — на побережье

¹ Семейства в таблице расположены по системе Энглера, а роды и виды — по алфавиту. Названия видов согласованы со «Сводом дополнений и изменений к флоре СССР» С. К. Черепанова (1973).

ТАБЛИЦА 1

Список видов высших растений флоры Пинежско-Верхнекулойского района

Вид	Нижнепинежье	Верхнекулойское лево-бережье				Конкретные флоры		
		в целом	в том числе			пос. Кривые Озера	пос. Пинега	пос. Усть-Пинега
			бассейн р. Сотки	бассейн р. Келды	бассейн р. Полты			
I	II	III	IV	V	VI	A	Б	В
<i>Asplenium viride</i>		++		++				
<i>Athyrium filix-femina</i>	++	++	++				++	++
<i>Cystopteris dickleana</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. filix-fragilis</i>	++	++	++	++		++	++	++
<i>C. montana</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. sudetica</i>	+							+
<i>Diplazium sibiricum</i>	++	++	++	++		++	++	++
<i>Dryopteris carthusiana</i>	++	++	++	++	Т	++	++	++
<i>D. cristata</i>	+						+	
<i>D. dilatata</i>	++	++	++				++	Т
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>G. robertianum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	++							++
<i>Pteridium aquilinum</i>	++	++	++				++	
<i>Thelypteris phegopteris</i>	++	++	++				++	++
<i>Woodsia glabella</i>	+							+
<i>Ophioglossaceae</i>								
<i>Botrychium lanceolatum</i>	++							++
<i>B. lunaria</i>	++	++	++	++	Т	Т	++	++
<i>B. multifidum</i>	++	++	++	++		++	++	++
<i>B. virginianum</i>		++	++					
<i>Equisetaceae</i>								
<i>Equisetum arvense</i>	++	++	Т	++	++	++	++	++
<i>E. hiemale</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>E. limosum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>E. palustre</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>E. pratense</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>E. scirpoides</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>E. sylvaticum</i>	++	++	Т	++	++	++	++	++
<i>Lycopodiaceae</i>								
<i>Diphasium complanatum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>D. tristachyum</i>	++	++	++			++		++
<i>Huperzia selago</i>	+	++	++	++		++		
<i>Lycopodium annotinum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>L. clavatum</i>	++	++	++				++	Т
<i>L. lagopus</i>	++	++	++		++		++	
<i>L. pungens</i>	++	++	++		++		++	++
<i>Selaginellaceae</i>								
<i>Selaginella selaginoides</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Pinaceae</i>								
<i>Larix sibirica</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Picea abies</i>	++	++	++	++			++	++
<i>P. obovata</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Pinus sylvestris</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Cupressaceae</i>								
<i>Juniperus communis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>J. sibirica</i>	++	++	++	++	++	++	++	++

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	Нижнепинежские	Верхнекулойское лево-бережье				Конкретные флоры		
		в целом	в том числе			пос. Кривые Озера	пос. Пинега	пос. Усть- Пинега
			бассейн р. Сотки	бассейн р. Келды	бассейн р. Полты			
I	II	III	IV	V	VI	A	B	B
<i>Typhaceae</i>								
<i>Typha angustifolia</i>	++							++
<i>Typha latifolia</i>	++							++
<i>Sparganiaceae</i>								
<i>Sparganium angustifolium</i>	т	++	т	++	++	++	т	т
<i>S. erectum</i>	++						++	++
<i>S. minimum</i>		++						
<i>S. simplex</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Potamogetonaceae</i>								
<i>Potamogeton alpinus</i>	++	++	++	++	++	++	т	++
<i>P. berchtoldii</i>	++							++
<i>P. friesii</i>	++	++	++				++	++
<i>P. heterophyllus</i>	++	++	++	++	++	т	++	++
<i>P. lucens</i>	++	++	++				++	
<i>P. natans</i>	++	++	++	++	т	++	++	++
<i>P. obtusifolius</i>		++				++	++	
<i>P. pectinatus</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>P. perfoliatus</i>	++	++	++	т	++	++	++	++
<i>P. praelongus</i>	т	++			++			
<i>Juncaginaceae</i>								
<i>Triglochin palustre</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Scheuchzeriaaceae</i>								
<i>Scheuchzeria palustris</i>	++	++	++	++	т	++	++	++
<i>Alismataceae</i>								
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	++	++	++				++	++
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	++	++	++				++	++
<i>Butomaceae</i>								
<i>Butomus umbellatus</i>	++	++					++	++
<i>Hydrocharitaceae</i>								
<i>Elodea canadensis</i>	++							++
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	++	++	++				++	++
<i>Stratiotes aloides</i>	++	++	++	++			++	++
<i>Poaceae</i>								
<i>Agrostis canina</i>		++		++	++	++		
<i>A. clavata</i>	++						++	
<i>A. gigantea</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>A. stolonifera</i>	++	++	++	т	т	т	++	++
<i>A. tenuis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Alopecurus aequalis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>A. geniculatus</i>	++						++	
<i>A. pratensis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	++	++		++	++		++	++
<i>Apera spica-venti</i> O	++						++	++

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	Нижнепинежье	Верхнекулойское лево-бережье				Конкретные флоры		
		в целом	в том числе			пос. Кривые Озера	пос. Пинега	пос. Усть- Пинега
			бассейн р. Сотки	бассейн р. Колды	бассейн р. Полты			
I	II	III	IV	V	VI	A	Б	В
<i>Avena fatua</i> (s. l.) 0	++						++	+
<i>A. strigosa</i> 0	++						++	
<i>Brachypodium pinnatum</i>	++						++	++
<i>Briza media</i>	++	++	++	++	++		++	++
<i>Bromopsis inermis</i>	++	++	++	++	++		++	++
<i>B. pumpelliana</i>		++	++	++		++		
<i>Bromus arvensis</i> 0	++						++	++
<i>B. secalinus</i> 0	++						++	+
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	++							++
<i>C. canescens</i>	++	++	++	++	++	++	т	++
<i>C. epigeios</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. lapponica</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. neglecta</i>	++	++	++	++	т т	++	++	т т
<i>C. obtusata</i>		++	++					
<i>C. purpurea</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Catabrosa aquatica</i>	++						++	
<i>Dactylis glomerata</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Deschampsia caespitosa</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Elytrigia repens</i> 0	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Festuca arenaria</i>	++	++		++	++	++		++
<i>F. beckeri</i>	++							++
<i>F. ovina</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>F. pratensis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>F. rubra</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Glyceria maxima</i>	+							
<i>G. plicata</i>	++	++	++				++	++
<i>Hierochloa odorata</i>	++	++	++	++			++	++
<i>Koeleria grandis</i>	+	++	++	++	++	++	++	
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Lolium perenne</i> 0	+							+
<i>L. remotum</i> 0	++						++	
<i>L. temulentum</i> 0	++	т	т				т	т
<i>Melica nutans</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Milium effusum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Nardus stricta</i>	++						++	++
<i>Phalaroides arundinacea</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Phleum alpinum</i>	++	++	++	++	++	++	++	
<i>Ph. phleoides</i>		++		++				
<i>Ph. pratense</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Phragmites australis</i>	++	++	++	++	++	++	т	++
<i>Poa alpigena</i>	+						+	
<i>P. alpina</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>P. angustifolia</i>	++	++	++	++		++	++	т
<i>P. annua</i>	++	++	++	++	т	++	++	++
<i>P. nemoralis</i>	++	++	++	++	т	++	++	++
<i>P. palustris</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>P. pratensis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>P. tanfiljevii</i>	++	++	++	++	++	++		
<i>P. trivialis</i>	++	++	++	++	++		++	++
<i>Puccinellia distans</i>	++						++	++
<i>Roegneria canina</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>R. fibrosa</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>R. mutabilis</i>	++	++	++	++	т	++	++	++
<i>Scolochloa festucacea</i>	++	++	++	++	++	++	++	+
<i>Trisetum sibiricum</i>	+	++		++	++	++	+	+
<i>Cyperaceae</i>								
<i>Carex acuta</i>	++	++	++	++	++	++	++	++

ТАБ ЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	Нижнепинежье	Верхнекулойское левобережье				Конкретные флоры		
		в целом	в том числе			пос. Кривые Озера	пос. Пинега	пос. Усть- Пинега
			бассейн р. Сотки	бассейн р. Келды	бассейн р. Полты			
I	II	III	IV	V	VI	A	B	B
<i>Carex alba</i>	++	++	++		++	++	++	
<i>C. angarae</i>	+	++	++				++	
<i>Carex appropinquata</i>	+	++		++	++	++		+
<i>C. aquatilis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. bohemica</i>		++	++	++		++	+	
<i>C. brunnescens</i>	++	++	++	т	т	т	++	++
<i>C. buxbaumii</i>		++	++	++		++		
<i>C. caespitosa</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. canescens</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. capillaris</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. chordorrhiza</i>	++	++	++	++	++	++	++	т
<i>C. diandra</i>	++	++	++	++	т	++	++	++
<i>C. digitata</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. dioica</i>		++		++		++		
<i>C. disperma</i>	+						+	
<i>C. elongata</i>	++	++	++				++	+
<i>C. ericetorum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. flava</i>	++							++
<i>C. globularis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. lasiocarpa</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. leporina</i>	++	++	++	++		++	++	++
<i>C. limosa</i>	++	++	++	++	++	т	++	++
<i>C. loliacea</i>	++	++	++	++			++	++
<i>C. magellanica</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. nigra</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. omskiana</i>	++	++	++	++			++	
<i>C. ortostachys</i>	++							++
<i>C. pallescens</i>	++	++	++	++		++	++	++
<i>C. panicea</i>	++							++
<i>C. pauciflora</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. pedata</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. praecox</i>	++						+	++
<i>C. rhizina</i>	++	++	++		++	++	++	++
<i>C. rhynchophysa</i>	++							++
<i>C. rostrata</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. tenuiflora</i>	++	++	++	++			++	
<i>C. vaginata</i>	++	++	++	++	т	++	++	++
<i>C. vesicaria</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. vulpina</i>	++	++	++	++			++	++
<i>C. wiluica</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Eleocharis acicularis</i>	+							+
<i>E. palustris</i>	++	++	++	++	т	++	++	++
<i>E. uniglumis</i>	++	++	++	++	++	++	++	т
<i>Eriophorum gracile</i>	++	++		++			+	+
<i>E. latifolium</i>	+						+	
<i>E. medium</i>	++	++	++				++	
<i>E. polystachyon</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>E. russeolum</i>	++						++	
<i>E. vaginatum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Scirpus lacustris</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. sylvaticus</i>	++						+	++
<i>S. tabernaemontani</i>		++		++		++		
<i>Trichophorum alpinum</i>	++	++	++	++	++	++	++	т
<i>T. caespitosum</i>	+	++		++	т	++	+	
<i>Araceae</i>								
<i>Calla palustris</i>	++							++

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	Нижнепинежские	Верхнекулойское лево-бережье				Конкретные флоры		
		в целом	в том числе			пос. Кривые Озера	пос. Пинега	пос. Усть- Пинега
			бассейн р. Сотки	бассейн р. Келды	бассейн р. Полты			
I	II	III	IV	V	VI	A	B	B
<i>Lemnaceae</i>								
<i>Lemna minor</i>	++	++	т		++		++	++
<i>L. trisulca</i>	++	++	++	т	++	++	++	++
<i>Spirodella polyrrhiza</i>	++						++	++
<i>Juncaceae</i>								
<i>Juncus articulatus</i>	++	++		++		++	++	++
<i>J. bufonius</i>	++	++	++	++	т	++	++	++
<i>J. compressus</i>	++	++	++			++	++	++
<i>J. filiformis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>J. gerardii</i>	++					++	++	++
<i>J. nodulosus</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Luzula multiflora</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>L. multiflora ssp. frigida</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>L. pallescens</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>L. pilosa</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>L. sudetica</i>	+						+	
<i>Liliaceae</i>								
<i>Allium schoenoprasum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Gagea granulosa</i>	+	++		++			+	
<i>Maianthemum bifolium</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Paris quadrifolia</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Tofieldia pusilla</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Veratrum lobelianum</i>	++	++	т	++	++	++	++	++
<i>Orchidaceae</i>								
<i>Calypso bulbosa</i>		++	++	++	++	++	++	
<i>Coeloglossum viride</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Corallorhiza trifida</i>	++	++	++			++	++	++
<i>Cypripedium calceolus</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Dactylorhiza baltica</i>	++	++	++		++	++	++	т
<i>D. fuchsii</i>	++	++		++	++	++	++	т
<i>D. incarnata</i>	+	++	++	т	++	++	+	т
<i>D. maculata</i>	++	++	+	т	++	т	+	++
<i>D. russowii</i>	++	++	++		++	++	++	++
<i>Epipactis atrorubens</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Epipogium aphyllum</i>	+	+	+				+	
<i>Goodyera repens</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Gymnadenia conopsea</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Hammarbya paludosa</i>	+						+	
<i>Leucorchis albidus</i>	++	++	++	++		++	++	
<i>Listera cordata</i>	++	++	++				++	++
<i>L. ovata</i>	++	++	++				++	++
<i>Platanthera bifolia</i>	++	++	++				++	
<i>Salicaceae</i>								
<i>Populus tremula</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Salix acutifolia</i>	++							++
<i>S. arbuscula</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. caprea</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. cinerea</i>	++							++
<i>S. dasyclados</i>	++	++	++	++	++	++	++	т
<i>S. glandulifera</i>	++						+	++
<i>S. glauca</i>		++	+	++	++	++		

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	Шиманинское	Верхнекулойское лево-бережье				Конкретные флоры		
		в целом	в том числе			пос. Кривые Озера	пос. Пинега	пос. Усть- Пинега
			бассейн р. Согки	бассейн р. Келды	бассейн р. Полты			
I	II	III	IV	V	VI	A	B	B
<i>Salix hastata</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. jensseensis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. lapponum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. myrsinifolia</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. myrsinites</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. myrtilloides</i>	++	++	++	++	т	т	++	++
<i>S. pentandra</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. phylicifolia</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. pyrolifolia</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. recurvigemma</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. reticulata</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. rosmarinifolia</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. starkeana</i>	++	++	++	++	++	++	++	+
<i>S. triandra</i>	++	++	++	++	++	++	+	т
<i>S. viminalis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. xerophila</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Betulaceae</i>								
<i>Alnus incana</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Betula humilis</i>	+	++	++	++	++	++	т	++
<i>B. nana</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>B. pendula</i>	++	++	++	++	++	++	++	т
<i>B. pubescens</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>B. tortuosa</i>		++	++					
<i>B. nana</i> × <i>B. tortuosa</i>		++	++					
<i>Cannabaceae</i>								
<i>Humulus lupulus</i>	++						+	++
<i>Urticaceae</i>								
<i>Urtica dioica</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>U. urens</i> 0	++	++	++	++	т	++	++	++
<i>Polygonaceae</i>								
<i>Fagopyrum esculentum</i> 0	++						++	++
<i>Polygonum amphibium</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>P. aviculare</i> 0	++	++	++	++	т	++	++	++
<i>P. bistorta</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>P. convolvulus</i> 0	++	++			++		++	++
<i>P. heterophyllum</i> 0	++						++	
<i>P. lapathifolium</i> 0	++						+	++
<i>P. linicola</i> 0	+						+	
<i>P. minus</i> 0	++						+	++
<i>P. persicaria</i> 0	+						+	+
<i>P. viviparum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Rumex acetosa</i>	++	++	++	++	++	++	т	т
<i>R. acetosella</i> 0	++	++	++	++	т	++	++	++
<i>R. aquaticus</i>	++	++	++	++	т	++	++	++
<i>R. crispus</i> 0	+							+
<i>R. lapponicus</i>	++						++	
<i>R. longifolius</i>	++						++	
<i>R. maritimus</i>	++	++		++		++		++
<i>R. obtusifolius</i>	+	++		++	++	++		+
<i>R. pseudonatronatus</i>	++						++	++
<i>R. thyrsiflorus</i>	++	++	++	т	++	т	++	++

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	Нижнепинежье	Верхнекулойское лево-бережье				Конкретные флоры		
		в целом	в том числе			пос. Кривые Озера	пос. Пинега	пос. Усть-Пинега
			бассейн р. Сотки	бассейн р. Келды	бассейн р. Полты			
I	II	III	IV	V	VI	A	B	B
<i>Chenopodiaceae</i>								
<i>Chenopodium album</i> 0	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Ch. glaucum</i>	++							++
<i>Ch. rubrum</i> 0	++							+
<i>Ch. viride</i> 0	++	++	+		++		+	+
<i>Corispermum algidum</i>	++						++	+
<i>C. hyssopifolium</i>	++							++
<i>Amaranthaceae</i>								
<i>Amaranthus retroflexus</i> 0	+						+	
<i>Caryophyllaceae</i>								
<i>Agrostemma githago</i> 0	++						++	++
<i>Arenaria pseudofrigida</i>		++		++				
<i>A. serpyllifolia</i> 0	++	++	+		++		++	++
<i>Cerastium arvense</i>	+	++		++			+	
<i>C. holosteoides</i> 0	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. jenisejense</i>		++			++			
<i>C. scandicum</i>	++	++	++	++	++	++	++	т
<i>Coronaria flos-cuculi</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Dianthus deltoides</i>	++	++			++		++	++
<i>D. repens</i>		++			++	++		
<i>D. superbus</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Gypsophila uralensis</i>	+						+	
<i>Lychnis sibirica</i> ssp. <i>samojedorum</i>	++						++	
<i>Melandrium album</i> 0	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Minuartia verna</i>	++	++	++				++	++
<i>Moehringia lateriflora</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Sagina nodosa</i>	++							++
<i>S. procumbens</i>	++	++	++				++	++
<i>S. saginoides</i>		++		++	++			
<i>Scleranthus annuus</i> 0	++						++	++
<i>Silene repens</i>	++						++	++
<i>S. tatarica</i>	++	++		++		++	++	++
<i>S. vulgaris</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Spergula arvensis</i> 0	++						++	
<i>S. maxima</i> 0	+							+
<i>S. sativa</i> 0	++	++	++	++	т	++	++	++
<i>Spergularia rubra</i> 0	++							++
<i>Stellaria bungeana</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. calycantha</i>		++	++	++		++	++	
<i>S. crassifolia</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. diffusa</i>	++	++	++	++	т	++	++	т
<i>S. graminea</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. hebecalyx</i>	++						++	++
<i>S. holostea</i>	++	++	т	++	++	++	++	++
<i>S. media</i> 0	++	++	т	++	++	++	++	++
<i>S. nemorum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. palustris</i>	++	++	++	т	++	++	++	т
<i>Vaccaria hispanica</i> 0	++						++	
<i>Nymphaeaceae</i>								
<i>Nuphar lutea</i>	++	++	++	++	т	++	+	++
<i>N. pumila</i>	++							
<i>Nymphaea candida</i>	++	++	т	++	++	++	т	++
<i>N. tetragona</i>	+	++	++				+	

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	Нижнепинежье	Верхнекулойское лево-бережье				Конкретные флоры		
		в целом	в том числе			пос. Кривые Озера	пос. Пинега	пос. Усть- Пинега
			бассейн р. Сотки	бассейн р. Келды	бассейн р. Полты			
I	II	III	IV	V	VI	A	Б	В
<i>Ceratophyllaceae</i>								
<i>Ceratophyllum demersum</i>	++	т	т				++	++
<i>Paeoniaceae</i>								
<i>Paeonia anomala</i>	+	++	++	++	++		++	
<i>Ranunculaceae</i>								
<i>Aconitum septentrionale</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Actaea erythrocarpa</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>A. spicata</i>	++	++	++				++	++
<i>Adonis sibiricus</i>	+						+	+
<i>Anemone altaica</i>	++	++	++			++	++	
<i>A. ranunculoides</i>	+						+	
<i>A. sylvestris</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Atragene sibirica</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Batrachium circinatum</i>	++	++	++	++		++	++	++
<i>B. divaricatum</i>	+	++		++	++			т
<i>B. eradicatum</i>	++						++	
<i>B. kauffmannii</i>	++	++	++	++	++	++	++	т
<i>B. trichophyllum</i>	++						++	т
<i>Caltha palustris</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Delphinium consolida</i> 0	+							
<i>D. elatum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Pulsatilla latifolia</i>	+	++	++	++	++	++	++	
<i>Ranunculus acris</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>R. auricomus</i>	+	++	++	++	т	++	+	+
<i>R. borealis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>R. glabriusculus</i>	++	++		++			++	
<i>R. gmelinii</i>		++	++		++		++	
<i>R. lapponicus</i>	++	++	++					++
<i>R. monophyllum</i>	++	++	т	++		++	++	++
<i>R. polyanthemus</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>R. repens</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>R. reptans</i>	++	++	т	т	++	++	++	++
<i>R. reptabundus</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Thalictrum flavum</i>	++	++	т	++		++	++	т
<i>Th. lucidum</i>		++		++				
<i>Th. kemense</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Th. minus</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Th. simplex</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Trollius europaeus</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Fumariaceae</i>								
<i>Corydalis solida</i>	+						+	
<i>Fumaria officinalis</i> 0	++	+	+				++	++
<i>Brassicaceae</i>								
<i>Arabidopsis thaliana</i> 0	++						+	+
<i>Arabis hirsuta</i>	++	++	++	++		++	++	++
<i>A. septentrionalis</i>	+						+	
<i>Barbarea stricta</i>	++	++		++	т	++	т	++
<i>B. vulgaris</i> 0	++	++	++	++	++	++	++	т
<i>Brassica campestris</i> 0	++	т	т	т	т	т	++	++
<i>Bunias orientalis</i> 0	++	++	++	++	++	++	++	т
<i>Camelina alyssum</i> 0	++						++	

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	Нижнепинежье	Верхнекулойское лево-бережье				Конкретные флоры		
		в целом	в том числе			пос. Кривые Озера	пос. Пинега	пос. Усть-Пинега
			бассейн р. Сотки	бассейн р. Келды	бассейн р. Полты			
I	II	II	IV	V	VI	A	B	B
<i>Camelina pilosa</i> 0	++						++	
<i>C. sativa</i> 0	++						++	
<i>Capsella bursa-pastoris</i> 0	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Cardamine amara</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. dentata</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. pratensis</i>	++	++	т	++	++	++	т	т
<i>Descurainia sophia</i> 0	т	++		++				т
<i>Draba nemorosa</i>	++						++	++
<i>Erysimum cheiranthoides</i> 0	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>E. hieracifolium</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Raphanus raphanistrum</i> 0	++						++	++
<i>Rorippa amphibia</i>	++	++	++				++	++
<i>R. islandica</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>R. sylvestris</i>	++						++	++
<i>Sinapis arvensis</i> 0	++	++		++			++	++
<i>Sisimbrium loeselii</i> 0	++						++	
<i>Thlaspi arvense</i> 0	++	++	++	т	т	т	++	++
<i>Turritis glabra</i>	++						++	++
<i>Droseraceae</i>								
<i>Drosera anglica</i>	++	++	++	++	т	++	++	т
<i>D. intermedia</i>	+						+	
<i>D. rotundifolia</i>	++	++	++	++	т	++	++	++
<i>Crassulaceae</i>								
<i>Sedum acre</i>	++						++	++
<i>S. telephium</i>	++	++	++				++	++
<i>Saxifragaceae</i>								
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Saxifraga aizoides</i>		++	++				++	
<i>S. hirculus</i>	++	++	т	++	++	++		
<i>Parnassiaceae</i>								
<i>Parnassia palustris</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Grossulaceae</i>								
<i>Ribes hispidulum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>R. nigrum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>R. spicatum</i>	++	++	т	++	++	++	++	т
<i>Rosaceae</i>								
<i>Alchemilla acutiloba</i>	++	++			++	т	++	++
<i>A. baltica</i>	++						++	
<i>A. glaberrima</i>		++			++			
<i>A. gracilis</i>	++							++
<i>A. monticola</i>	++	++	++	++		++	++	т
<i>A. murbeckiana</i>		++			++			
<i>A. nebulosa</i>		++		++				
<i>A. subcrenata</i>	++	++	++	++	++	++	++	т
<i>Comarum palustre</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Cotoneaster niger</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. uniflora</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Dryas octopetala</i>	++	++	++		++		++	++

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	Нижнепинежское	Верхнекулойское лево-бережье				Конкретные флоры		
		в целом	в том числе			пос. Кривые Озера	пос. Шанега	пос. Усть-Пинега
			бассейн р. Сотки	бассейн р. Келды	бассейн р. Полты			
I	II	III	IV	V	VI	A	B	B
<i>Dryas punctata</i>	++	++	++	++	++		++	++
<i>Filipendula denudata</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>F. ulmaria</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Fragaria vesca</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Geum rivale</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Padus avium</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Potentilla anserina</i>	++	++	т	++	т	++	++	++
<i>P. argentea</i>	++	++	т	++		++	+	++
<i>P. cranzii</i>		++	++				++	
<i>P. erecta</i>		++		++	++			
<i>P. goldbachii</i>	++	++		++	++	++	++	++
<i>P. intermedia</i>	++	++		++		++		++
<i>P. norvegica</i>	++	++	++	++		++	++	т
<i>R. acicularis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>R. cinnamomea</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Rubus arcticus</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>R. caesius</i>	++							++
<i>R. chamaemorus</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>R. humulifolius</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>R. idaeus</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>R. saxatilis</i>	++	++	++	++	++	++	++	т
<i>Sanguisorba officinalis</i>	++	++	++	т	++	++	++	++
<i>Sorbus aucuparia</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. sibirica</i>		++	++	++	++			
<i>Spiraea media</i>	++	++	++				++	++
<i>Fabaceae</i>								
<i>Anthyllis arenaria</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>A. macrocephala</i>	++							++
<i>Astragalus arenarius</i>		++		++	++	++		
<i>A. danicus</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>A. frigidus</i>	++	++	++	++	++	++	++	
<i>A. norvegicus</i>	+						+	+
<i>A. uralensis</i>	++	++		++	++	++	++	++
<i>Hedysarum alpinum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>H. arcticum</i>		++		++		++		
<i>Lathyrus palustris</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>L. pisiformis</i>	++	++		++	++	++	++	+
<i>L. pratensis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>L. vernus</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Lotus corniculatus</i> (s. l.)	++						++	++
<i>Melilotus officinalis</i> 0	+							+
<i>Oxytropis sordida</i>		++		++		++		
<i>Trifolium aureum</i> 0	++							++
<i>T. hybridum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>T. lupinaster</i>	+						+	
<i>T. medium</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>T. montanum</i>	++	++		++	++	++	++	
<i>T. pratense</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>T. repens</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>T. spadiceum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Vicia cracca</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>V. cracca</i> var. <i>pseudocassubica</i>	++						++	
<i>V. hirsuta</i> 0	++						++	+
<i>V. sativa</i> 0	++	++	++			++	++	++
<i>V. septium</i>	++	++	++		++	++	++	++
<i>V. sylvatica</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>V. tenuifolia</i>	++						++	

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	Нижнепинежные	Верхнекулойское лево-бережье				Конкретные флоры		
		в целом	в том числе			пос. Кривые Озера	пос. Пинега	пос. Усть- Пинега
			бассейн р. Сотки	бассейн р. Келды	бассейн р. Полты			
I	II	III	IV	V	VI	A	B	B
<i>Geraniaceae</i>								
<i>Geranium albiflorum</i>	+							
<i>G. pratense</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>G. sylvaticum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Oxalidaceae</i>								
<i>Oxalis acetosella</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Polygalaceae</i>								
<i>Polygala amarella</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Euphorbiaceae</i>								
<i>Euphorbia borodinii</i>	++	++	++				++	++
<i>E. gmelinii</i>	++							++
<i>E. virgata</i>	+	++		++	++	++	+	
<i>Callitrichaceae</i>								
<i>Callitriche hermaphroditica</i>	++	++	++	+			++	+
<i>C. palustris</i>	++	++	++	+	+	++	++	++
<i>Empetraceae</i>								
<i>Empetrum hermaphroditicum</i>	++	++	++	++	++	++	++	+
<i>E. nigrum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Balsaminaceae</i>								
<i>Impatiens noli-tangere</i>	++							
<i>Rhamnaceae</i>								
<i>Frangula alnus</i>	++							++
<i>Hypericaceae</i>								
<i>Hypericum maculatum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>H. perforatum</i>	++						++	++
<i>Cistaceae</i>								
<i>Helianthemum oelandicum</i>	+							
<i>Violaceae</i>								
<i>Viola arenaria</i>	++	++	++	+	++	+	++	++
<i>V. arvensis</i> 0	++	++			++		++	++
<i>V. biflora</i>	++	++	++		++		++	
<i>V. canina</i>	++	++	++	++	++	+	++	++
<i>V. collina</i>	++	++	++	++	++	+	++	++
<i>V. epipsila</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>V. glaberrima</i>	++	++	++	++	++	++	++	
<i>V. mauritii</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>V. mirabilis</i>	++	++	++	+	++	+	++	++
<i>V. montana</i>	++						++	++
<i>V. palustris</i>	+							+
<i>V. tricolor</i>	++	++	++	++	++	++	++	++

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	Нижнепинежье	Верхнекулойское лево-бережье				Конкретные флоры		
		в целом	в том числе			пос. Кривые Озера	пос. Пинега	пос. Усть- Пинега
			бассейн р. Сотки	бассейн р. Кеды	бассейн р. Полты			
I	II	III	VI	V	VI	A	B	B
<i>Thymelaeaceae</i>								
<i>Daphne mezereum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Lythraceae</i>								
<i>Lithrum salicaria</i>	++							++
<i>Onagraceae</i>								
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Circaea alpina</i>	++						+	
<i>Epilobium adenocaulon</i>	++						++	++
<i>E. alsinifolium</i>	++							
<i>E. montanum</i>	++							++
<i>E. palustre</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Haloragaceae</i>								
<i>Myriophyllum spicatum</i>	++	++	++	т	++	++	++	++
<i>M. verticillatum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Hippuridaceae</i>								
<i>Hippuris vulgaris</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Apiaceae</i>								
<i>Aegopodium podagraria</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Angelica sylvestris</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Anthriscus sylvestris</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Archangelica officinalis</i>	т	++	++	++	++	++	т	++
<i>Carum carvi</i>	++	++	++				++	++
<i>Cenolophium denudatum</i>	++						++	++
<i>Chaerophyllum prescottii</i>	++	++	т	++	++	++	++	++
<i>Cicuta virosa</i>	++	++	т		++	++	++	++
<i>Cnidium venosum</i>	+							+
<i>Conioselinum boreale</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Heracleum sibiricum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Libanotis montana</i>	++						++	++
<i>Oenanthe aquatica</i>	++							++
<i>Pachypleurum condensatum</i>	+						+	
<i>Peucedanum palustre</i>	++	++	++	++	++	++	++	+
<i>Pimpinella saxifraga</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Pleurospermum uralense</i>	++						++	++
<i>Sium latifolium</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Cornaceae</i>								
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Pyrolaceae</i>								
<i>Moneses uniflora</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Pyrola chlorantha</i>	++	++	++		++	++	++	++
<i>P. media</i>	++	++		т	++	++		++
<i>P. minor</i>	++	++	++		т	++	++	++
<i>P. rotundifolia</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Ramischia obtusata</i>		++	++		++	++	++	
<i>R. secunda</i>	++	++	++	++	++	++	++	++

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	Нижнепинежье	Верхнекулойское лево-бережье				Конкретные флоры		
		в целом	в том числе			пос. Кривые Озера	пос. Пинега	пос. Усть-Пинега
			бассейн р. Сотки	бассейн р. Келды	бассейн р. Полты			
I	II	III	IV	V	VI	A	Б	В
<i>Ericaceae</i>								
<i>Andromeda polifolia</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Arctous alpina</i>	++	++	++		++	++	++	++
<i>Calluna vulgaris</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Ledum palustre</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Vacciniaceae</i>								
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>O. palustris</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Vaccinium myrtillus</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>V. uliginosum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>V. vitis-idaea</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Primulaceae</i>								
<i>Androsace filiformis</i>	++						++	+
<i>A. septentrionalis</i>	++							++
<i>Cortusa matthiolii</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Lysimachia nummularia</i>	++							++
<i>L. vulgaris</i>	++	++	++		++		++	++
<i>Naumburgia thyrsoflora</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Trientalis europaea</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Gentianaceae</i>								
<i>Gentiana arctica</i>	++	++	+	++			++	
<i>G. doluchanovii</i>	++	++	++		++		++	
<i>Gentianella amarella</i>	++							++
<i>G. lingulata</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Menyanthaceae</i>								
<i>Menyanthes trifoliata</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Nymphoides peltatum</i>	++							++
<i>Convolvulaceae</i>								
<i>Convolvulus arvensis</i> 0	++							++
<i>Polemoniaceae</i>								
<i>Polemonium coeruleum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Boraginaceae</i>								
<i>Echium vulgare</i> 0	++						++	
<i>Lappula myosotis</i>	++						++	
<i>Lithospermum arvense</i> 0	++							++
<i>Myosotis arvensis</i>	++	++	++	++	т	++	++	++
<i>M. asiatica</i>	+							
<i>M. caespitosa</i>	+	++	++	++	++	++	+	т
<i>M. palustris</i>	++	++	++				++	++
<i>M. sparsiflora</i>	++	++	++	++	++	т	++	++
<i>M. stricta</i>	+						+	
<i>M. sylvatica</i>	++	+	+				+	++
<i>Nonea pulla</i> 0	++						+	++

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	Нижнепинежье	Верхнекулойское лево-бережье				Конкретные флоры		
		в целом	в том числе			пос. Кривые Озера	пос. Пинега	пос. Усть- Пинега
			бассейн р. Сотки	бассейн р. Келды	бассейн р. Полты			
I	II	III	IV	V	VI	A	B	B
<i>Lamiaceae</i>								
<i>Dracocephalum ruyschiana</i>		++		++		++		
<i>Galeopsis bifida</i> 0	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>G. ladanum</i> 0	++						++	+
<i>G. speciosa</i> 0	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>G. tetrahit</i> 0	++						+	++
<i>Glechoma hederacea</i>	++	++	++	++		++	++	++
<i>Lamium album</i>	++	++		++	++	++	++	++
<i>L. amplexicaule</i> 0	++						++	++
<i>L. purpureum</i> 0	+							+
<i>Mentha arvensis</i> 0	++	++	++	т	++	++	++	++
<i>Origanum vulgare</i>	++							++
<i>Prunella vulgaris</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Scutellaria galericulata</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Stachys palustris</i>	++	+	+				++	++
<i>Thymus serpyllum</i> ssp. <i>serpyllum</i>	++	++		++	++	++		++
<i>Th. serpyllum</i> ssp. <i>tanaensis</i>		++		++	++			
<i>Th. talijevii</i>	++	++	++	++			++	++
<i>Solanaceae</i>								
<i>Solanum dulcamara</i>	++							++
<i>Scrophulariaceae</i>								
<i>Bartsia alpina</i>	++	++	++	++			++	++
<i>Euphrasia brevipilla</i>	++	++	++	++	++	т	++	++
<i>E. fennica</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>E. frigida</i>	++	++	++	т	++	т	++	++
<i>E. hirtella</i>	++	++	++		++		++	
<i>E. minima</i>		++			++			
<i>E. parviflora</i>	++	++	++		++		++	
<i>E. stricta</i>	++	++	++	т	++	++	++	++
<i>E. tenuis</i>		++			++			
<i>Limosella aquatica</i>	++						++	++
<i>Linaria vulgaris</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Melampyrum cristatum</i>	++							++
<i>M. pratense</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>M. sylvaticum</i>	т	++	++	++	++	++	т	т
<i>Pedicularis lapponica</i>	++	++	++	++		++	++	
<i>P. palustris</i>	++	++	++	т	++	++	++	++
<i>P. sceptrum-carolinum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>P. uralense</i>	++	++	++		++	++	++	++
<i>Rhinanthus vernalis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Scrophularia nodosa</i>	++						++	++
<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	++	++		++		++	++	++
<i>V. beccabunga</i>	++	++	++			++	++	++
<i>V. chamaedrys</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>V. longifolia</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>V. officinalis</i>	++	++	++				++	++
<i>V. scutellata</i>	++	++			++	++		++
<i>V. serpyllifolia</i>	++	++	++	++	т	++	++	++
<i>V. spicata</i>	++							++
<i>V. verna</i>	++						++	++
<i>Lentibulariaceae</i>								
<i>Pinguicula alpina</i>	++	++	++	++	++		++	++
<i>P. villosa</i>	+	++		++		++	++	

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	Нижнепинежские	Верхнекулойское лево-бережье				Конкретные флоры		
		в целом	в том числе			пос. Кривые Озера	пос. Пинега	пос. Усть- Пинега
			бассейн р. Сотки	бассейн р. Келды	бассейн р. Полты			
I	II	III	IV	V	VI	A	Б	В
<i>Pinguicula vulgaris</i>	+	+	+	+	+		+	
<i>Utricularia intermedia</i>	+	+	+	+		+	+	+
<i>U. minor</i>	+							
<i>U. vulgaris</i>	+	+	+		+	+	+	+
<i>Plantaginaceae</i>								
<i>Plantago major</i>	+	+	т	+	+	+	+	+
<i>P. media</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rubiaceae</i>								
<i>Galium aparine</i>	+	+	+				+	т
<i>G. boreale</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>G. mollugo</i>	+	+	+	+	+	+	т	+
<i>G. palustre</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>G. physocarpum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>G. ruprechtii</i>		+		+	+	+		
<i>G. uliginosum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>G. verum</i>	+	+	+				+	
<i>Caprifoliaceae</i>								
<i>Linnaea borealis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lonicera coerulea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. xylosteum</i>	+						+	+
<i>Adoxaceae</i>								
<i>Adoxa moschatellina</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Valerianaceae</i>								
<i>Valeriana capitata</i>	+	+		+	+	+		+
<i>V. wolgensis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Dipsacaceae</i>								
<i>Knautia arvensis</i> ()	+	+	+	т	+	т	+	+
<i>Campanulaceae</i>								
<i>Campanula glomerata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. patula</i>	+	+		+		+	+	+
<i>C. rotundifolia</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Asteraceae</i>								
<i>Achillea cartilaginea</i>	+							+
<i>A. millefolium</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. ptarmica</i>	+						+	+
<i>Antennaria dioica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Anthemis tinctoria</i> ()	+						+	
<i>Arctium tomentosum</i> ()	+							+
<i>Arnica alpina</i>		+		+		+		
<i>Artemisia absinthium</i> ()	+							+
<i>A. armeniaca</i>	+							+
<i>A. latifolia</i>	+							+
<i>A. tanacetifolia</i>	+						+	+
<i>A. vulgaris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	Нижнеписжье	Верхнекулойское лево-бережье				Конкретные флоры		
		в целом	в том числе			пос. Кривые Озера	пос. Пинега	пос. Усть- Пинега
			бассейн р. Сотки	бассейн р. Кисды	бассейн р. Полты			
I	II	III	IV	V	VI	A	B	B
<i>Aster alpinus</i>	++							++
<i>A. subintegerrimus</i>	++						++	++
<i>Bidens cernua</i>	+							+
<i>B. radiata</i>	++							++
<i>B. tripartita</i>	т	++			++		т	т
<i>Cacalia hastata</i>	++	++	++				++	++
<i>Carduus crispus</i> 0	++	++	++	++	т	++	++	++
<i>Centaurea cyaneus</i> 0	++	++	++				++	т
<i>C. jacea</i>	++						+	++
<i>C. phrygia</i>	++	++	++	++	++		++	++
<i>C. scabiosa</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Cichorium intybus</i> 0	++						++	+
<i>Cirsium arvense</i> 0	++	++			++	++	++	т
<i>C. heterophyllum</i>	++	++	+	++	++	++	++	++
<i>C. lanceolatum</i> 0	++							++
<i>C. oleraceum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. palustre</i>	++	++	++	++	++	++	т	++
<i>C. setosum</i>	++	++	++	т	++	++	++	++
<i>Crepis multicaulis</i>		++	++				++	
<i>C. paludosa</i>	++	++			++		+	++
<i>C. sibirica</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>C. tectorum</i> 0	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Dendranthema zawadskii</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Erigeron acris</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>E. elongatus</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>E. borealis</i>	++							++
<i>Galatella punctata</i>	+							+
<i>Gnaphalium sylvaticum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>G. uliginosum</i>	++							++
<i>Hieracium aurantiacum</i>	++	++		++			++	
<i>H. bifidum</i>	++	++	++	++	++	++	++	т
<i>H. caesium</i>	++	++	++				++	++
<i>H. cymigerum</i>	++	++	++			++	++	++
<i>H. cymosum</i>	++	++		++	++	++	++	т
<i>H. diaphanoides</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>H. dubium</i>	++	++	++					++
<i>H. floribundum</i>	++	++	++				++	
<i>H. lachenallii</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>H. laevicaule</i>	++	++		++	++	++	++	
<i>H. laevigatum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>H. lapponicum</i>		++	++	++				
<i>H. murorum</i> (s. str.)	++	++		++	++	++	++	++
<i>H. pilosella</i>	++	++	+	++	++	++	++	++
<i>H. pratense</i>	++	++		++	++	++	++	
<i>H. × robustum</i>	++							++
<i>H. sagittatum</i>	++	++	++	++		++	++	
<i>H. umbellatum</i>	++	++	++	++	+	++	++	++
<i>H. virosum</i> (s. str.)	++	++	++				++	++
<i>Inula britannica</i>	++						++	++
<i>I. salicina</i> ■	++	++			++	++		++
<i>Lapsana communis</i> 0	++						++	
<i>Leontodon autumnalis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>L. hispidus</i>	++	++				++		++
<i>Leucanthemum vulgare</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Ligularia sibirica</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Matricaria matricarioides</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Mulgedium sibiricum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>M. tataricum</i>	+						+	+
<i>Nardosmia frigida</i>	++	++	++		++	++	++	
<i>N. laevigata</i>	++	++	++	+	++	++	++	++

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	Нижнепинежье	Верхнекулойское лево-бережье				Конкретные флоры		
		в целом	в том числе			пос. Кривые Озера	пос. Пинега	пос. Усть-Пинега
			бассейн р. Сотки	бассейн р. Келды	бассейн р. Полты			
I	II	III	IV	V	VI	A	Б	В
<i>Petasites spurius</i>	++	++			++	++	++	++
<i>Pieris hieracioides</i>	++	++	++				++	++
<i>Saussurea alpina</i>	++	++	++	++		++	++	++
<i>Scorzonera austriaca</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. humilis</i>	+						+	
<i>Senecio integrifolius</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. nemorensis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>S. tataricus</i>	+							+
<i>S. vulgaris</i> 0	++						+	++
<i>Solidago virgaurea</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Sonchus arvensis</i> 0	++	++	++	т		т	++	++
<i>S. asper</i> 0	++						++	++
<i>S. oleraceus</i> 0	+							+
<i>Tanacetum vulgare</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Taraxacum officinale</i>	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Tragopogon pratensis</i>		++	++				++	
<i>Tripleurospermum inodorum</i> 0	++	++	++	т		++	++	++
<i>Tussilago farfara</i>	++	++	++	++	++	++	++	++

Примечание. ++ — местонахождения видов, подтвержденные гербарным материалом; + — виды, включенные в список по литературным данным; т — виды, включенные в список на основании записей в полевых дневниках и личных наблюдений авторов; 0 — сорнополевые, рудеральные и заносные виды.

1) *Cystopteris sudetica* включен в список в соответствии с ареалом его распространения (Миняев, 1965). 2) Подтвердить местонахождение *Woodsia glabella*, указываемое для Усть-Пинеги И. А. Перфильевым (1934), новыми данными пока не удалось. 3) *Botrychium boreale*, указанный во «Флоре северо-востока европейской части СССР», исключен нами из списка после переопределения соответствующего гербарного образца, собранного в бассейне р. Сотки (гербарий ЛГУ). 4) По-видимому, экземпляры растений, определенные как *Diphysium tristachyum*, могут быть отнесены к одной из форм вида *D. complanatum*. 5) К *Juniperus sibirica* отнесены и переходные формы между ним и *J. communis*. 6) Вероятно, к виду *Glyceria maxima* следует отнести *G. fluitans*, указывавшийся для нижнего течения р. Пинеги. 7) Возможно нахождение вида *Gagea lutea*, который указан для бывшего Пинежского уезда Поле (Pohle, 1903). 8) Мы допускаем естественное произрастание *Humulus lupulus* в окр. пос. Усть-Пинега. 9) По-видимому, гербарные образцы, определенные П. Н. Устречким (1905) как *Anemone nemorosa*, относятся к виду *A. altaica*. 10) Полной ясности о наличии *Geranium albiflorum* в пинежской флоре нет, так как часто при определении гербарных образцов к нему относятся формы вида *G. sylvaticum*. 11) Указание о произрастании *Valeriana officinalis* (Симачев, 1972; Сабуров, 1972), вероятно, основано на широком понимании объема данного вида. 12) Распространение *Cirsium arvense* и *C. setosum* на территории исследованного района выяснено недостаточно.

р. Пинеги; что касается малонаселенного верхнекулойского левобережья, то там в некоторых лесных поселках возделываются преимущественно немногие овощные культуры — картофель, лук, морковь. По этой же причине состав видов дикорастущих растений Нижнепинежья в значительной степени обогащен видами антропогенного происхождения — сорняками полей и огородов, рудеральными и прочими заносными растениями (табл. 2), которые здесь составляют около 12% от общего числа дикорастущих видов, тогда как во флоре Верхнекулойского левобережья на их долю приходится менее 6%. В целом по району эта группа видов составляет около 11%. Многие из них имеют более или менее широкое распространение на территории района (*Agropyron repens*, *Capsella bursa-pastoris* и др.), но часть видов встречается весьма редко или даже единично, являясь ненатурализованными заносными растениями (*Avena sativa*, *Lolium perenne*, *Amaranthus retriflexus*, *Delphinium consolida*, *Camelina glabrata*, *Vicia hirsuta*, *Trifolium aureum*, *Echium vulgare*, *Cichorium intybus*).

ТАБЛИЦА 2

Соотношение дикорастущих аборигенных, сорно-полевых, рудеральных, заносных и возделываемых видов растений

Виды	Район в целом	Нижне- пинежье	Верхнекулойское левобережье				Конкретные флоры		
			всего	Сотка	Келда	Полта	Кри- вые Озера	Пине- га	Усть- Пине- га
	I	II	III	IV	V	VI	A	Б	В
Дикорастущие	734	691	560	481	452	434	439	608	595
В том числе:									
аборигенные	651	608	527	453	429	409	416	539	526
сорные, рудеральные и случайно зане- сенные	83	83	33	28	23	25	23	69	69
Встречающиеся в культуре	28	28	12	—	—	—	—	22	28
Всего	762	719	572	481	452	434	439	630	623

Данные, приведенные в табл. 2, показывают явное преобладание видов нижнепинежской флоры над верхнекулойской; это относится как к видам, распространение которых связано с хозяйственной деятельностью человека, так и в особенности к дикорастущим аборигенным растениям. В наших дальнейших расчетах мы берем за основу совокупность всех дикорастущих видов, включая как аборигенные, так и все сорно-полевые, рудеральные и другие заносные виды.

Пинежско-верхнекулойскую флору, состоящую из 734 видов, можно расценивать как довольно богатую. Это подтверждается ее сравнением с некоторыми более южными бореальными флорами, в частности с флорой южной половины Коми АССР, насчитывающей 709 видов (Толмачев, 1970). Но более четко уровень богатства флоры определяется численностью видов конкретных флор, количественные характеристики которых соответствуют закономерностям, установленным Толмачевым (1970) для флор бореального типа. Богатство (439 видов) флоры окрестностей пос. Кривые Озера (65° с. ш.) соответствует ее зональному положению как флоры северобореальной. В определенной степени показателем богатства флоры соответствующих широт могут служить и количественные данные о флорах бассейнов рек Сотки, Келды и Полты, насчитывающих соответственно 481, 452 и 434 вида. Нижнепинежские конкретные флоры (флоры окр. пос. Усть-Пинега и Пинега) при незначительной разнице (не более 1°) по сравнению с верхнекулойскими флорами по географической широте обнаруживают резкое увеличение количества составляющих их видов (до 595—608), что соответствует уровню видового богатства флор южных районов Архангельской области и Коми АССР. Такое отчетливое различие в уровне богатства конкретных флор Нижнепинежья и верховьев р. Кулоя позволяет говорить о наличии между ними рубежа, разделяющего разные флористические районы (Добряков, Симачева, 1974). Не исключено, что здесь проходит граница между выделяемыми Перфильевым (1934) северобореальным и среднебореальным флористическими районами.

Авторы выражают сердечную благодарность А. И. Толмачеву за постоянную помощь и ценные советы, авторам «Флоры северо-востока европейской части СССР» за внимательный просмотр и определение значительной части использованного нами гербария, нашим товарищам, принимавшим участие в полевых работах на территории исследованного района, и всем, кто помог нам советами и материалами, дополняющими наши сборы.

ЛИТЕРАТУРА

Баранова Е. В. (1973). Материалы к анализу конкретных флор Псковской области. Вестн. ЛГУ, 15, 3. — Добряков П. М. (1972). Флористические исследования на северо-востоке европейской части СССР. Вестн. ЛГУ, 9, 2. — Добряков П. М., Е. В. Симачева. (1974). О систематической структуре и географических элементах флоры Пинежско-Верхнекулойского района. Вестн. ЛГУ, 9. — Эккель Я. Д. (1934). О происхождении Беломорско-Кулойского уступа (Беломорская гора). Изв. Гос. геогр. общ., 66, 3. — Эккель Я. Д. (1939). Геологические исследования в районе Зимнего берега Белого моря, бассейна Кулоя и низовьев Мезени. Тр. Сев. геолог. упр., 3. — Кашин В. И. (1971). Заповедные земли. В кн.: Люблю все живое. Архангельск. — Леонтьев А. М. (1935). Геоботанические районы Беломорско-Кулойской части Северного края. Тр. БИН АН СССР, сер. III, геоботаника, 2. — Миняев Н. А., В. М. Шмидт. (1970). Краткая история исследования флоры Псковской области. В кн.: Конспект флоры Псковской области, Л. — Перфильев И. А. (1934—1936). Флора Северного края ч. ч. 1, 2—3. Архангельск. — Поле Р. Р. (1907). Материалы для флоры Северной России. Изв. СПб. бот. сада, VII, I. — Сабуров Д. Н. (1972). Леса Пинеги. — Савинов Ю. А. (1968). Геоморфологические районы Архангельской области. В кн.: Северо-запад европейской части СССР, 6, Л. — Симачев В. И. (1972). Ботанические наблюдения в районе реки Сотки (Пинежский район Архангельской области). Вестн. ЛГУ, 9. — Толмачев А. И. (1931). К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в сравнительной флористике. Русск. бот. общ., 16, 1. — Толмачев А. И. (1932). Флора центральной части Восточного Таймыра. Тр. Полярн. комиссии, 8. — Толмачев А. И. (1938). О характере арктоальпийских и некоторых локально связанных с ними элементов флоры рек Пинеги и Сотки. Матер. по истории развития флор Европейского Севера СССР. — Толмачев А. И. (1941). О количественной характеристике флор и флористических областей. Тр. Сев. базы АН СССР, 8. — Толмачев А. И. (1970а). Богатство флор как объект сравнительного изучения. Вестн. ЛГУ, 9. — Толмачев А. И. (1970б). Предисловие к кн.: Конспект флоры Псковской области. Л. — Толмачев А. И. (1970в). О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара. Вестн. ЛГУ, 15. — Толмачев А. И. (1974). Флора северо-востока европейской части СССР. — Устречкии П. Н. (1905). Исследование флоры Пинежского уезда Архангельской губернии в летнюю экскурсию 1902 г. Тр. Бот. сада имп. Юрьевского унив., VI, 3. — Федоров Ал. А. и Ан. А. Федоров. (1929). К вопросу о реликтовом характере арктоальпийских и степных растений Пинежской флоры. Тр. Лен. общ. естествоисп., 59, 3. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тг. I—XXX). — Шмидт В. М. (1972). О площади конкретной флоры. Вестн. ЛГУ, 3. — Юдин Ю. П. (1963). Реликтовая флора известняков северо-востока европейской части СССР. Материалы по истории развития флоры и растительности СССР, IV. — Pohle R. (1903). Bericht über die Resultate zweier botanischer Forschungsreisen in Nordsland. — Ruprecht F. J. (1845) Flores samoedorum cisuralensum. Beiträge Pflanzenkunde des Russischen Reiches.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 28 II 1975.

УДК 581.524.2 : 631.611 (470.51)

В. В. Туганаев, Т. А. Пестерева

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЗАБРОШЕННЫХ ПАХОТНЫХ УГОДЬЯХ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ВЯТСКО-КАМСКОГО БАССЕЙНА (УДМУРТИЯ):

V. V. TUGANAEV, T. A. PESTEREVA.
VEGETATION DYNAMICS ON FALLOW PLOUGHED LANDS
OF THE SOUTHERN PART OF VYATKA-KAMA BASIN
(UDMURTSKAJA A. S. S. R.)

Характеризуется растительность заброшенных разновозрастных огородов (от 1 до 12 лет) в подзоне южной тайги Вятско-Камского края. Приводятся данные точного учета участка отдельных биологических и фитоценологических групп в сложении травостоя залежей. С первых же лет естественная динамика растительности на заброшенных огородах нарушается прямым или косвенным влиянием человека. Сенокосение и пастбы являются основной причиной олуговения залежей. Дается описание растительности сенокосных, пастбищных и пастбищно-сенокосных залежей. При сенокосном режиме развитие растительности на залежах идет в направлении формирования малопродуктивного мезофильного луга, при пастбищном — остепненного луга.

В лесных районах Вятско-Камского бассейна в течение длительного времени, до середины XIX в., была распространена лесопольная, или подсечно-огневая, система земледелия (Лаптев, 1861; Блинов, 1865; Кузнецов, 1905). Отвоєванные у леса при помощи топора и огня участки использовались в течение нескольких лет подряд под культуры до «полного истощения земли» (Советов, 1867) и затем забрасывались. На таких заброшенных полях в случае отсутствия влияния хозяйственной деятельности человека рано или поздно восстанавливалась природная растительность. В лесной зоне «демутация залежей» (выражение Г. Н. Высоцкого, 1923) заканчивалась восстановлением леса (Ермолов, 1901, 1903). Ввиду того, что лесопольная система в отличие от переложной (залежной) была вытеснена паровой системой земледелия давно, задолго до периода «официального оформления геоботаники как науки» (Дохман, 1973), динамика растительности заброшенных полевых угодий в лесной зоне не получила освещения в отечественной фитоценотической литературе. Можно назвать лишь одну работу на русском языке, где дано описание двух- и многолетних залежей в пределах лесной зоны: это статья А. И. Мальцева (1909),¹ посвященная сорно-полевой растительности Петербургской губернии. За рубежом известны попытки исследования зарастания использованных лядин после их забрасывания. Мы имеем в виду работу Иверсена (Iversen, 1956), в которой сообщается о результатах опытов, проведенных в Дании и Финляндии по возделыванию культур приемами подсечно-огневой системы, и о первых этапах зарастания заброшенных участков. Следует также упомянуть статью немецких фитоценологов (Stählin et al., 1972), в которой подведены итоги обследования растительности и почв свыше 60 разновозрастных и более не используемых полей, пастбищ, садов и огородов.

Предлагаемая нами работа посвящена краткой характеристике растительности разновозрастных заброшенных пахотных угодий (от 1 до 12 лет) лесной части Вятско-Камского края. Исследования проведены в центральных районах Удмуртии, относящихся к подзоне южной тайги (Растительный покров СССР, 1956). Ввиду того, что в Вятско-Камском крае, как и во всей лесной зоне, почти невозможно найти заброшенные полевые угодья, нами изучена растительность в те или иные годы заброшенных огородов. Таких огородов мы нашли около 30, описание растительности их проведено в июне—июле 1974 и 1975 гг.

Для изучения демутации залежной растительности заброшенные огороды, на наш взгляд, являются наиболее подходящим объектом по следующим соображениям: 1) местообитания огородной растительности близки к таковым полевой растительности, поэтому закономерности растительности заброшенных огородов нетрудно перенести на растительность заброшенных полевых угодий; 2) можно легко установить не только возраст, но и характер использования залежи (путем опроса) у оставшихся в данном населенном пункте жителей; 3) в огородах настолько интенсивно обрабатывается почва, что практически исключается произрастание видов, свойственных природным местообитаниям, поэтому развитие естественной растительности на заброшенных огородах как бы начинается с нуля; 4) все исследованные нами залежи имеют сходство в том, что на их месте до забрасывания огородов возделывались одни и те же культуры (в данном случае картофель) и развитие залежей начиналось с осени, после уборки картофеля (середина и конец сентября).

Геоботаническое изучение растительности заброшенных огородов проведено в следующих пунктах:

1. Пос. Кардон, Увинский район. Расположен на надпойменной террасе долины р. Ува. Почва дерново-подзолистая легкосуглинистая, с нейтральной реакцией.

¹ Отсутствием работ по динамике растительности залежей лесной зоны можно объяснить в известной мере ошибочное представление В. Р. Вильямса (1949) о развитии лугов в лесной зоне. Критический анализ этих взглядов Вильямса дал Т. А. Работнов (1974).

2. Мултанский Выселок, Увинский район. Расположен на ровном водораздельном плато. Почва дерново-подзолистая среднесуглинистая, со слабокислой реакцией.

3. Пос. Гортоп, Завьяловский район. Расположен на ровном водораздельном плато. Почва дерново-подзолистая-среднесуглинистая, со слабокислой реакцией.

4. Дер. Пальники, Завьяловский район. Расположена на ровном водораздельном плато. Почва дерново-карбонатная среднесуглинистая.

5. Село Козлово, Сарапульский район. Расположено на слабопокатом склоне северо-западной экспозиции. Почва дерново-карбонатная средние и тяжелосуглинистая.

6. Село Якшур-Бодья, Якшур-Бодьинский район. Расположено на возвышенном ровном водораздельном плато. Почва дерново-подзолистая легкосуглинистая, со слабокислой реакцией.

Приусадебные огороды в сельской местности обычно имеют незначительные размеры, колеблющиеся в пределах от 0.3 до 0.5 га, поэтому для характеристики растительности нами выбраны небольшие пробные площадки в виде квадрата (4 м²). Пробные площадки в количестве пяти на каждом огороде закладывались более или менее равномерно: одна в центре, по две по обеим сторонам. Травостой каждой площадки описывался по обычной методике: внешний вид фитоценоза, ярусность, покрытие общее и каждого яруса отдельно, полный список видов высших растений с указанием фенофазы, обилия по Друде, покрытия и принадлежности к тому или иному ярусу. Для того чтобы получить

ТАБЛИЦА 1

Относительный вес (в %) разных биологических (I)
и фитоценологических (II) групп в травостое
однолетней залежи (центральные районы Удмуртии)

	Дер. Пальники, Завьяловский район	Пос. Гортоп, Завьяловский район	Пос Кардон, Увинский район
I. Однолетники	86.1	71.3	93.6
Двулетники	3.0	1.9	—
Многолетники	10.9	26.8	6.4
Итого:	100.0	100.0	100.0
II. Огородно-полевые	87.7	59.6	97.5
Рудеральные	11.1	39.7	2.2
Лугово-пастбищные	1.2	0.7	—
Лесные и лесолуговые	—	—	0.3
Итого:	100.0	100.0	100.0
Воздушно-сухой вес, г/м ²			
	410.6	210.6	212.0

представление о растительности залежи в целом, данные пяти описаний сводились в одну таблицу. Для более точного учета участия видов в сложении травостоя в пределах каждой пробной площадки закладывались две мелкие площадки по 0.1 м², травостой которых срезался на уровне почвы; затем он высушивался в прессе, после чего производился подсчет числа побегов и определялся вес растений по видам. Таким образом, на каждом заброшенном огороде было заложено по 10 мелких площадок, что в сумме дает площадь, равную 1 м² (0.1 м²×10). Данные весового анализа приводятся в табл. 1—4 и используются при обсуждении результатов исследования.

Однолетняя залежь. В первый год забрасывания залежь приобретает бурьянистый характер и зарастает преимущественно теми сорными растениями, зачатки которых находились в почве в период возделывания культуры. В исследованных нами огородах это *Capsella bursa-pastoris*, *Chenopodium album*, *Erysimum cheiranthoides*, *Galeopsis bifida*, *G. speciosa*, *Polygonum convolvulus*, *Stellaria media*, *Artemisia absinthium*, *Elytrigia repens*.² Последний вид обилен лишь в огородах пос. Гортоп и с. Козлово. Бурное развитие пырея на залежи в первом населенном пункте объясняется тем, что огород перед тем, как он был превращен в залежь, один год использовался под посевы овса, который, как известно (Танфильев, 1953), является лучшим предшественником этого лугового корневищного злака. На однолетней залежи в с. Козлове пырей активен вследствие ежегодной обработки огородов плугом, что также стимулирует его размножение (Костычев, 1951). Представление об участии разных биологических и фитоценотических групп в травостое однолетней залежи дает табл. 1.

Двулетняя залежь. В трех пунктах (дер. Пальники, с. Козлово, пос. Гортоп) были обнаружены практически не используемые двулетние залежи. На таких участках пышно развиваются огородно-полевые и отчасти рудеральные виды: *Chenopodium album*, *Galeopsis speciosa*, *Galium aparine*, *Carduus crispus*, *Conium maculatum*, *Artemisia absinthium*, *A. vulgaris*, *Convolvulus arvensis*, *Elytrigia repens* и др. По участию в сложении травостоя на первый план выступают сорные однолетники. Виды прочих фитоценотических и биологических групп имеют подчиненное положение. Об этом свидетельствуют данные табл. 2 (дер. Пальники, 1-й участок; с. Козлово, пос. Гортоп, 2-й участок).

ТАБЛИЦА 2

Относительный вес (в %) разных биологических (I) и фитоценотических (II) групп в травостое двулетней залежи (центральные районы Удмуртии)

	Дер. Пальники, Завьяловский район		Пос. Кардон, Увинский район		Пос. Гортоп, Завьяловский район		С. Козлово, Сарапульский район	
	участки							
	1-й	2-й			1-й	2-й	1-й	2-й
I. Однолетники Двулетники Многолетники	82.5	40.4	0.03	—	93.7	0.2	86.9	
	0.7	15.2	0.27	4.6	—	8.6	0.1	
	16.8	44.4	99.70	95.4	6.3	91.2	13.0	
Итого:	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	
II. Огородно-полевые Рудеральные Луговые и лугово-пастбищные Лесные и лесолуговые	98.9	43.6	1.18	12.9	93.7	14.4	99.6	
	1.1	55.2	76.9	28.8	0.2	67.2	0.4	
	—	0.8	21.9	58.3	3.8	18.3	—	
	—	0.4	0.02	—	2.3	0.1	—	
Итого:	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	
Воздушно-сухой вес, г/м²								
	364.8	366.9	374.4	158.2	103.8	187.5	318.7	

При умеренном выпасе позиции однолетних видов ослаблены, но зато масса двулетних и многолетних видов (особенно рудеральных) возрастает (табл. 2, дер. Пальники, 2-й участок). На рассматриваемом участке вы-

² Названия растений даются по «Флоре средней полосы Европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964).

делялись своим обилием полыни горькая и обыкновенная, марь белая и латук *Lactuca serriola*.

При преобладании сенокосного режима использования над пастбищным однолетние сорные виды практически исчезают из травостоя. Вместо них в роли главных фитоценотипов выступают некоторые рудеральные и луговые виды, причем на тех участках, где в первый год было много пырея (пос. Гортоп, 1-й участок); рудеральные виды не могут создать ему сильную конкуренцию. Из видов с наибольшим удельным весом в биомассе травостоя, помимо упомянутого пырея, следует назвать полыни обыкновенную и горькую, вьюнок полевой и клевер луговой.

Трехлетняя залежь. На косимых залежах господствуют многолетние злаки, в частности пырей ползучий. Он доминировал на участках как в с. Якшур-Бодья, так и в пос. Кардон. Двулетние и рудеральные виды представлены слабо. Чаще других растений, кроме пырея, встречаются полыни горькая и обыкновенная. При умеренном выпасе возрастает разнообразие двулетних рудеральных видов (с. Козлово), а при усилении пастбищной нагрузки высокого обилия достигают многолетние рудеральные виды (например *Artemisia absinthium*), появляются пастбищеустойчивые луговые злаки, такие как *Agrostis tenuis* (с. Козлово). К обычным видам на трехлетних залежах, развивающихся под влиянием умеренного выпаса, относятся *Artemisia absinthium*, *A. vulgaris*, *Chenopodium album*, *Conium maculatum*, *Descurainia sophia*, *Lactuca serriola*, *Leonurus quinquelobatus*, *Pastinaca silvestris*, *Sisymbrium loeselii* (дер. Пальники), *Arctium tomentosum*, *Agrostis tenuis*, *Pastinaca silvestris*, *Trifolium pratense* (с. Козлово).

В табл. 3 приводятся данные об участии различных групп растений в сложении биомассы травостоя трехлетней залежи.

ТАБЛИЦА 3

Относительный вес (в % разных биологических (I) и фитоценологических (II) групп в травостое трехлетней залежи (центральные районы Удмуртии)

	С. Козлово, Сарапуль- ский район	Дер. Паль- ники, Завья- ловский район	Пос. Кардон, Увинский район	С. Якшур-Бодья, Якшур-Бодьин- ский район
	режим использования			
	умеренный выпас	умеренный выпас	сенокосный	сенокосный
I. Однолетники	14.8	24.6	2.6	4.9
Двулетники	25.8	0.9	0.1	—
Многолетники	59.4	74.5	97.3	95.1
Итого:	100.0	100.0	100.0	100.0
II. Огородно-полевые	18.6	27.4	51.6	10.5
Рудеральные	5.5	71.5	11.7	—
Луговые и лугово-пастбищ- ные	75.9	1.1	31.6	83.9
Лесные и лесолуговые	—	—	5.1	5.6
Итого:	100.0	100.0	100.0	100.0
Воздушно-сухой вес, г/м ²				
	303.0	361.2	364.7	452.2

Четырех- и многолетние залежи. Нами описана растительность 11 заброшенных в течение 4—12 лет огородов; лишь на одном из них был сенокосный режим. Остальные залежи используются

и как пастбищные, и как сенокосные угодья. Косимая залежь имеет пяти-летний возраст. Травостой состоит почти исключительно из пырея ползучего. Примесь к нему образуют *Agrostis gigantea*, *Festuca rubra*, *Poa pratensis*, *Trifolium pratense*, *Taraxacum officinale* и другие виды. Основу травостоя составляют луговые и лугово-пастбищные виды, на долю которых приходится 97% общей надземной массы (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Относительный вес (в %) разных биологических (I)
и фитоценологических (II) групп в травостое разновозрастных залежей

	Пос. Кардон, Увинский район		Пос. Гортоп, Завьяловский район		с. Козлово, Сарапульский район		
	Возраст залежей (лет)						
	5	9	6	7	11	12	
	—	—	2.7	0.2	4.6	4.8	
I. Однолетники	0.2	1.2	50.4	55.2	24.0	14.1	
	99.8	98.8	46.9	44.6	71.4	81.1	
Итого:	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	
II. Огородно-полевые	1.1	12.5	23.9	11.1	8.4	—	
	1.8	1.2	49.1	52.8	10.2	4.3	
	Луговые и лугово-пастбищные	97.0	80.6	26.9	34.4	80.3	94.5
	Лесные и лесолуговые	0.1	5.6	0.1	1.7	1.1	1.2
	Итого:	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
Воздушно-сухой вес травостоя, г/м²							
	470.2	85.0	394.0	207.2	291.1	234.5	

Залежи, используемые исключительно как пастбища, встречаются в Мултанском Выселке. Возраст этих залежей соответственно 4, 5, 6 и 10 лет. Они сходны между собой, несмотря на разновозрастность. Сходство им придает основной доминант *Poa angustifolia*. По мере увеличения возраста залежей несколько уменьшается участие малолетних сорных растений. Корневищные злаки в травостое появляются лишь в случае прекращения или при заметном ослаблении выпаса животных. Таким образом, растительность залежей, испытывающая сильную пастбищную нагрузку, в течение 3—4 лет трансформируется в малопродуктивный луг, сложенный преимущественно пастбищеустойчивыми видами (доминант *P. angustifolia*). При дальнейшем увеличении пастбищной нагрузки залежи могут либо совершенно лишиться растительности, либо зарости спорышем *Polygonum aviculare*. Прекращение выпаса сопровождается возвратом к более молодой стадии развития луга — корневищной.

Восьми- и девятилетние залежи. Они находятся в пос. Гортоп. На этих залежах выпаса меньше, но здесь ежегодно проводится сенокосение. Растительность имеет типичный луговой характер. На восьмилетней залежи преобладает *Agrostis tenuis*, немного уступают ему своим обилием *Elytrigia repens* и *Trifolium medium*; довольно много *Achillea millefolium* и *Stellaria graminea*. Из других видов следует назвать *Poa angustifolia* и *Trifolium pratense*. На девятилетнем участке к обильным видам (*A. tenuis*, *E. repens*, *T. medium*) прибавляются *T. pratense* и *T. repens*. Из прочих видов укажем часто встречающиеся лесолуговые виды *Stellaria graminea* и *Veronica chamaedrys*. Данные весового анализа приведены в табл. 4.

Иная картина наблюдается на шести-, семи-, одиннадцати- и двенадцатилетних залежах в с. Козлове. Участки их в этом селе расположены между жилыми домами и постоянно подвергаются воздействию животных, проводится также скашивание в зависимости от состояния травостоя.

Умеренная пастбищная нагрузка и выборочный сенокос не мешают развитию бурьянной растительности, а отсутствие сильного конкурента, например пырея ползучего, способствует укреплению позиций рудеральных растений. Однако с увеличением возраста залежи рудеральные виды постепенно выбывают из травостоя и сохраняются лишь такие виды, как *Artemisia absinthium*, *A. vulgaris* и другие, способные долго удерживаться на залежах. Одиннадцати- и двенадцатилетние залежи представляют собой настоящий луг, образованный главным образом *Poa angustifolia*. Данные об участии отдельных групп растений на разнотравных залежах содержатся в табл. 4.

После прекращения возделывания культур на огородах начинается процесс восстановления естественной растительности. С первых же лет этот процесс нарушается прямым или косвенным влиянием человека. Регулярное вмешательство человека в ход сукцессий на заброшенных пахотных угодьях препятствует восстановлению коренной растительности — леса.

В зависимости от формы и интенсивности воздействия человека, возраста залежей, почвенно-гидрологических условий и других факторов на заброшенных пахотных угодьях возникает большое разнообразие фитоценозов. По данным наших исследований можно наметить некоторые закономерности смен растительности на заброшенных пахотных угодьях в лесной зоне.

1. Бурьянистая стадия залежной растительности четко проявляется лишь при заповедном и при слабом и умеренном пастбищном режимах. Усиление пастбищной нагрузки, так же как и сенокосения, либо сводят на нет, либо сокращают длительность указанной стадии.

2. Усиленный выпас угнетает корневищные растения, отчего на таких залежах корневищная стадия развития растительности не выражена. Сенокосение, наоборот, ускоряет наступление корневищной стадии и затем способствует ее удлинению.

3. Сенокосение и пастба животных являются основными причинами олуговения залежей и препятствием к их облесению.

4. При умеренном пастбищном режиме на залежах смена растительности в условиях Вятско-Камского края идет в общих чертах по схеме, установленной для лесостепной и степной зон (Залесский, 1918; Лавренко, 1940; Семенова-Тян-Шанская, 1953, и др.), и завершается образованием остепненного луга. На сенокосных залежах развитие растительности замедляется и формируется малопродуктивный мезофильный луг.

5. Для подробного изучения смен растительности на залежах в лесной зоне необходимо оставление «опытных перелогов и залежей» (Глумов, Красовский, 1961).

ЛИТЕРАТУРА

Блинов Н. (1865). Сельскохозяйственный быт пермяков и вотяков Карсавского прихода (Глазовский уезд). Вятск. губ. ведомости, 31. — Вильямс В. Р. (1949). Земледелие. Собр. соч., т. III. — Высоцкий Г. (1923). О перспективах нашего степного полеводства и скотоводства. Тр. по прикл. бот. и сел., год 13-й. — Глумов Г. А., П. Н. Красовский. (1961). Залежная растительность южной лесостепи Зауралья и ее классификация. Тр. Инст. биол. Уральск. ФАН СССР, 27. — Духман Г. И. (1973). История геоботаники в России. — Ермолов А. (1901). Лесопольная система. Полная энциклопедия русского сельского хозяйства, V. — Ермолов А. (1903). Лесопольная система. Энциклопедия русского лесного хозяйства, I. — Залесский К. М. (1918). Залежная и пастбищная растительность Донской области. — Костычев П. А. (1951). Очерки залежного степного хозяйства. Избр. тр. — Кузнецов С. Н. (1905). Общинные порядки у вотяков Мамадышского уезда Казанской губернии. Этнографическое обозрение, год 16-й, кн. 43. — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. Растительность СССР, II. — Лаптев И. (1861). Материалы для географии и статистики, собранные офицерами генерального штаба Казанской губернии. — Мальцев А. И. (1909). Элементы сорной растительности на полях в Петербургской губернии. Тр. бюро по прикл. бот.,

год 2-й. — Работнов Т. А. (1974). Луговоедение. — Р а с т и т е л ь н ы й п о к р о в СССР. (1956). Пояснительный текст к геоботанической карте, ч. I—II. — С е м е н о в а - Т я н - Ш а н с к а я А. М. (1953). Восстановление растительности на степных залежах в связи с вопросом о «перерождении» видов. Бот. ж., 42, 9. — С о в е т о в А. (1867). О системах земледелия. — Т а н ф и л ь е в Г. И. (1953). Ботанико-географические исследования в степной полосе. Географические работы. — I v e r s e n I. (1956). Forest clearance in the Stone Age. American, 3, 194. — S t ä h l i n A., L. S t ä h l i n, K. S c h ä f e r. (1972). Über den Einfluß des Alters der Sozialbrache auf Pflanzenbestand, Boden und Landschaft. Zeitschr. Acker. u. Pflanzenbau, 136, 3.

Удмуртский
государственный университет,
г. Ижевск.

Получено 23 I 1976.

УДК 577.95+577.73 : 581.553 : 582.675.1 : 581.526.13

Н. А. Цибанова

**ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА
ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *PULSATILLA PATENS* (L.) MILL.
(*RANUNCULACEAE*) В СЕВЕРНОЙ СТЕПИ**

N. A. C I B A N O V A. LIFE CYCLE AND AGE STRUCTURE
OF THE CENOPOPULATION *PULSATILLA PATENS* (L.) MILL.
(*RANUNCULACEAE*) IN THE NORTHERN STEPPE

Возрастные изменения *Pulsatilla patens* и состав ее популяций зависят от условий произрастания и определяются особенностями ее строения. В популяции *P. patens* выделено несколько возрастных периодов, каждый из которых имеет свои особенности. Дается анализ возрастного состава популяции прострела.

Популяция вида рассматривается в настоящее время как элементарная единица структуры биогеоценоза. Познавание динамической структуры популяций является актуальной задачей, так как открывает возможности управления их развитием. Одним из важных параметров ценопопуляции, характеризующих состояние вида в ценозе, является ее возрастной состав, который в значительной степени отражает условия местообитания и межвидовые отношения. Важность популяционного анализа для знания фитоценоза показана в работах Т. А. Работнова (1950а), А. П. Шенникова (1964), А. А. Корчагина (1968), А. А. Уранова (1967, 1973) и др.

Наши исследования развития *Pulsatilla patens* и возрастной структуры ее популяций проводились в Стрелецкой степи Курской области. *P. patens* — ценное лекарственное растение, распространенное в лесной и степной зонах (Флора СССР, т. VII, 1937).

Возрастные изменения *P. patens* и состав ее популяций зависят от условий произрастания и определяются особенностями ее строения, на характеристике которых следует остановиться.

Г. Н. Высоцкий (1915) относил прострел к переходной форме от стержнекорневых к кистекорневым растениям. У молодых особей корни стержневые, в дальнейшем развиваются мощные боковые корни, маскирующие главный, образуются придаточные корни. Растение имеет сильно ветвящееся корневище, расползающееся в стороны, чем определяется дерновинная форма его роста. Это корнеотпрысковый вид.

В популяции *P. patens* нами выделено несколько возрастных периодов:¹ юношеский, молодости, средний возраст, старения и старости. Проростки появляются главным образом осенью и в меньшем количестве — весной. В первые годы развиваются только вегетативные побеги, генера-

¹ В работе использована в основном классификация возрастного состава популяции Т. А. Работнова (1950б) с некоторыми изменениями.



Рис. 1. Молодая особь *Pulsatilla patens*.

тивные появляются на 14—15-й год.² Развитие побегов описано в работе М. А. Борисовой (1954), поэтому мы не останавливаемся на этом вопросе. Еще в юношеском возрасте начинается раскрытие спящих почек. На 9—10-м году жизни в большинстве случаев раскрывается одна спящая почка. После перехода растения к цветению трогаются в рост несколько (3—4) спящих почек, развитие которых начинается в основном в осенний период. В результате этого происходят ветвление корневища и разрастание куста, так как указанные побеги дают начало новым парциальным кустам. Вследствие ветвления этих побегов формируется несколько узлов кущения. Побеги, развивающиеся из спящих почек, расположенных в верхней части корневища, переходят к цветению через 6—7 лет. Побеги, возникающие из почек в нижней части корневища, долго нарастают моноподиально; они растут косо вверх, в дальнейшем ветвятся и обуславливают в значительной степени разрастание куста (до 7—14 см в диаметре). У молодых особей образуется до 3—4 узлов кущения, из которых наиболее развитыми бывают два. В этом возрасте куст плотный (рис. 1). Большинство побегов является цветущими. От базальной части главного корня

² Определение возраста проводилось по остаткам листьев на корневище. К полученной величине прибавляли 1—3 года жизни до образования корневища. Этим методом можно определить возраст куста семенного происхождения до 14—15 лет (до перехода к цветению побег нарастает моноподиально). Возраст более старых особей может быть определен лишь относительно по размерам и степени развития растения, степени его разрушения, расположению и количеству генеративных и вегетативных побегов, характеру их развития и т. д.

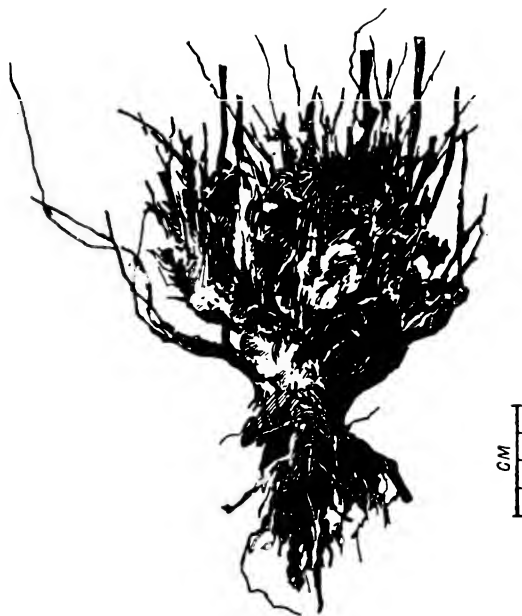


Рис. 2. Средневозрастная особь *Pulsatilla patens*.



Рис. 4. Старая особь *Pulsatilla patens*.

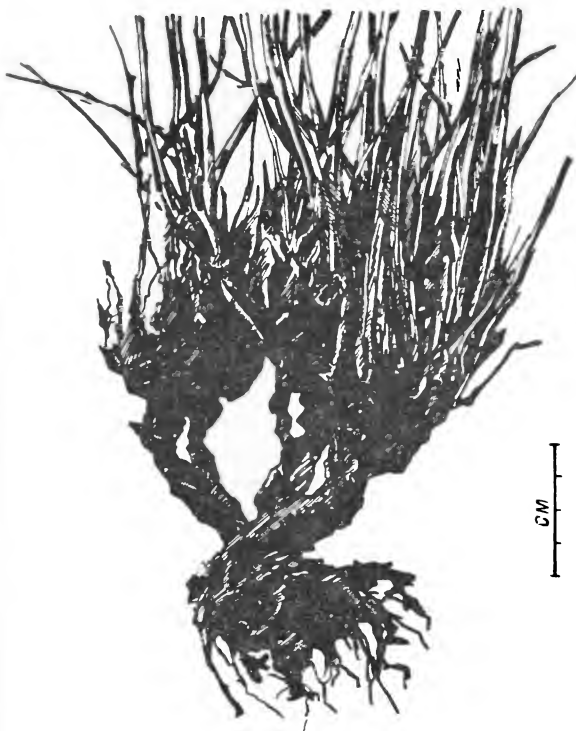


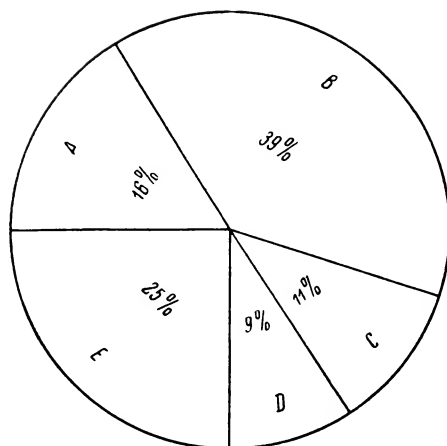
Рис. 3. Стареющая особь *Pulsatilla patens*.

отходят дугообразно изогнутые боковые корни, сразу загибающиеся вниз или некоторое время растущие горизонтально, а затем загибающиеся вниз. На этих корнях образуются корневые отпрыски. Корнеотпрысковость прострела отмечена также Г. М. Зозулиным (1959). В периоде молодости вегетативное размножение корневыми отпрысками незначительно. Максимум ежегодного нарастания и разрастания куста наблюдается у средневозрастных особей (рис. 2). В этот период начинается массовое развитие побегов из спящих почек, образуется еще несколько узлов кущения (до 5—8). Процессы нарастания преобладают над процессами отмирания. Этому

возрасту свойственны и наибольшая интенсивность цветения и вегетативного размножения. С каждым годом в кусте вследствие отмирания побегов накапливается все больше мертвых частей. В период старения (рис. 3) процесс разрушения превалирует над процессом нарастания. Куст становится более рыхлым, в центре его образуется довольно большая про-

Рис. 5. Возрастная структура популяции *Pulsatilla patens* на косимом участке Стрелецкой степи.

А — юношеские, В — молодые, С — средневозрастные, D — стареющие, Е — старые особи (в процентах от общего количества особей).



плешина, которая заполняется землей, здесь появляются проростки разных растений. По мере разрушения и отмирания старых частей происходит обособление парциальных кустов или целых узлов кущения с несколькими кустами. Партикулы к этому времени имеют в большинстве случаев хорошо развитую корневую систему, что обеспечивает их самостоятельное существование после партикуляции куста. Партикуляция наступает в процессе развития растения, его старения, но, приводя к обособлению отдельных частей (партикул), способных к самостоятельному существованию, она обуславливает продление жизни особи и клона и выступает как одна из форм вегетативного размножения. Постепенно интенсивность развития вегетативных и генеративных органов ослабевает. Но для периода старения характерен взрыв генеративного размножения. У старых особей прекращается разрастание куста, происходит только процесс разрушения. Цветение продолжается довольно долго. Генеративные побеги, как и вегетативные, в периоде старости тонкие, слабые, невысокие, цветки мелкие. В дальнейшем образование генеративных побегов совершенно прекращается. Иногда генеративные почки закладываются, но развитие их не доходит до цветения. Старые кусты имеют мелкие, тонкие, искривленные побеги, листья со слабо развитой пластинкой и нитевидными черешками, почти полностью разрушенное корневище (рис. 4). Начавшийся процесс разрушения куста в конечном итоге приводит к его полному отмиранию.

Корневые отпрыски образуются в наибольшем количестве в среднем возрасте, когда наблюдается интенсивное вегетативное и генеративное развитие, а частично — в периоды молодости и старения. Побеги располагаются по одному или группами, большей частью по два. У особей второго, вегетативного поколения (если принять семенной куст за первое поколение) развивается стержневой корень, формируется довольно мощный куст, образуется до 5 узлов кущения, наблюдается значительная интенсивность цветения. У последующих вегетативных поколений стержневого корня нет, развиваются лишь придаточные корни, куст почти не формируется. Вегетативно возникшие растения можно подразделить на такие же возрастные группы, как и семенные. Они проходят те же этапы развития, что и материнский куст, но они слабее развиты.

Характер развития *P. patens* меняется в зависимости от условий местобитания. В Стрелецкой степи энергия вегетативного размножения корневыми отпрысками невелика. В разнотравно-злаковой ассоциации она несколько больше, чем в злаковой. Значительна энергия вегетативного размножения в Попереченской степи, где, кроме сенокоса, производится значительный выпас. В популяции здесь преобладают старые экземпляры.

Анализ возрастного состава популяции *P. patens* на косимом участке Стрелецкой степи показал, что семенное возобновление здесь идет непрерывно, но неравномерно; больше всего молодых особей (39%), примерно вдвое меньше юношеских (16%), еще меньше средневозрастных (11%) и стареющих (9%), 25% всех особей составляют старые (рис. 5).

Показателем устойчивости популяции, по нашим данным, могло бы служить большое число особей среднего генеративного возраста. Этот критерий предложил Т. А. Работнов (1950а, б) при определении оптималь-

ных условий существования вида. Малое число средневозрастных особей в популяции прострела в Стрелецкой степи и групповое расположение особей свидетельствуют о том, что этот вид здесь находится не в оптимальных для него условиях существования. Но преобладание семенного размножения над вегетативным, наличие большого числа молодых особей, значительное число старых особей, являющихся показателем возможности омоложения популяции в результате освобождения места в ценозе, — все это говорит о жизнеспособности данного вида в Стрелецкой степи. Н. И. Шорина (1968) использует критерий преобладания семенного размножения над вегетативным при определении оптимальных условий существования популяции. В работе И. М. Ермаковой (1968) большое число старых особей рассматривается как показатель возможности обновления популяции. Возрастной состав популяции *P. patens* в Стрелецкой степи в настоящее время может быть результатом плохой выживаемости этого вида из-за конкуренции с другими видами; вместе с тем учитывая положение А. А. Уранова (1973) о волнообразном развитии популяции, возрастной состав можно считать лишь определенным этапом в ее динамике. Устойчивость популяции прострела в Стрелецкой степи обусловлена большой продолжительностью жизни его особей и непрерывным семенным возобновлением.

Выяснение положения вида в ценозе и зависимости между разными видами возможно только путем глубокого изучения биоморфологических особенностей растений, выработавшихся в процессе длительного развития в определенных условиях среды. Конвергенция в развитии жизненных форм (Серебряков, 1954, 1965), филогенез вида, влияние биотических и абиотических факторов должны приводить к выработке биоморфологических признаков, характерных только для данного вида.

ЛИТЕРАТУРА

- Борисова М. А. (1954). Побегообразование и ритм сезонного развития серостепных растений (на примере Стрелецкой степи Курской обл.). Автореф. канд. дисс., М. — В ы с о ц к и й Г. Н. (1915). Ергеня. Культурно-фитологический очерк. Тр. Бюро по прикл. бот., 8, 10—11. — Е р м а к о в а И. М. (1968). О возрастных состояниях луговой овсяницы (*Festuca pratensis* Huds.). Научн. докл. вып. школы. Биол. науки, 7. — З о з у л и н Г. М. (1959). Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров средне-русской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова. Тр. Центр.-чернозем. гос. заповедн., 5. — К о р ч а г и н А. А. (1968). Некоторые важнейшие современные задачи изучения растительных сообществ. В кн.: Основные проблемы современной геоботаники. Л. — Р а б о т н о в Т. А. (1950а). Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. Проблемы ботаники, 1. — Р а б о т н о в Т. А. (1950б). Жизненный цикл многолетних травянистых растений. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 6. — С е р е б р я к о в И. Г. (1954). Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст., 37. — С е р е б р я к о в И. Г. (1955). Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 60, 3. — У р а н о в А. А. (1967). Онтогенез и возрастной состав популяций. В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М. — У р а н о в А. А. (1973). Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений. Тезисы докладов V делегат. съезда Всес. Бот. общ., Киев. — Ш е н н и к о в А. П. (1964). Введение в геоботанику. — Ш о р и н а Н. И. (1968). Возрастные спектры и численность популяций безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в лесном и субальпийском поясах Западного Закавказья. В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.

Москва.

Получено 22 IV 1975.

А. Я. Штромберг

К БИОЛОГИИ СЕМЯН *GYMNOSPERMIUM SMIRNOWII* (TRAUTV.) TAKHT. *BERBERIDACEAE*

A. YA. SHTROMBERG. ON THE BIOLOGY OF SEEDS OF *GYMNOSPERMIUM SMIRNOWII* (TRAUTV.) TAKHT. (*BERBERIDACEAE*)

Изучены строение семян редкого кавказского эндемика *Gymnospermium smirnowii* и условия их прорастания. Установлено, что семена обладают глубоким органическим покоем, обусловленным недоразвитостью зародыша. Для доразвития зародыша и начала прорастания семян необходима холодная стратификация при 4° в течение 3—3.5 месяцев; период прорастания растянут от 3 до 7 месяцев, прорастание семян и развитие проростков протекают также при 4°. Всхожесть семян дикорастущих и культивируемых растений составляет во влажном песке 97—99, в чашках Петри — соответственно 26 и 77%; до 60% семян прорастают в первые два месяца.

Ранневесенний геофит *Gymnospermium smirnowii* (Trautv.) Takht. (= *Leontice smirnowii* Trautv.) (см. Тахтаджян, 1970) — эндемик Восточной Грузии с очень ограниченным ареалом. На основании полученных нами ранее данных (Штромберг, Джорбенадзе, 1971) его следует отнести, по классификации И. Г. Серебрякова (1962), к клубневым многолетникам корневого происхождения. *G. smirnowii* — лекарственное (Штромберг, Джорбенадзе, 1971) и декоративное растение с малоизученной биологией. Семенное размножение — единственный путь возобновления этого редкого, вымирающего вида, вследствие чего изучение прорастания семян является важным этапом при введении его в культуру.

Общая характеристика и строение семян. Семена *G. smirnowii* (3—4 в каждом плоде) высыпаются из пленчатых коробочек сразу же после их растрескивания, что происходит в конце апреля. Свежесобранные семена упругие, сочные, желто-зеленые, с гладкой блестящей поверхностью (рис. 1) (рис. 1—4, см. вклейку).

Свежесобранные и сухие семена яйцевидные, дистальная часть их заостренно-овальная, проксимальная — тупая, со значительным углублением, достигающим 0.4 от общей длины семян (рис. 2). Вокруг наружного края углубления разросшиеся покровы семенной кожуры образуют воронкообразный раструб ярко-желтого цвета с белой каймой по краю, продолжающей стенки полости углубления (рис. 1). Маленький, мало дифференцированный зародыш расположен в микропиларной части семени в выступе, на дне этого углубления (рис. 2). После нескольких дней сухого хранения семена желтеют, затем буреют, отвердевают, поверхность их становится шершавой, паренхимный раструб крошится, значительно уменьшаются размеры и вес семян. Характеристика сухих семян дана в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Варьирование признаков сухих семян *Gymnospermium smirnowii*
в зависимости от места и года сбора

Год сбора	Происхождение	Вес 100 шт., г	Длина, мм		Ширина, мм		Отношение длины зародыша к длине семени, %
			семени	зародыша	семени	зародыша	
1971	Природные условия (Лагодехи)	36	5.2	0.8	3.6	0.4	16.5
1971	Культура (окр. г. Тбилиси)	40	5.7	0.9	3.8	0.4	15.8
1972	То же	29	4.9	0.8	3.2	0.4	15.7
1973	» »	36	5.1	0.8	3.6	0.4	15.2

Уменьшение размера и веса семян происходит в результате высыхания семенной кожуры и эндосперма, а абсолютные и относительные размеры и вес зародыша за период сухого хранения сильно увеличиваются. Особенно значительный рост зародыша происходит в первые дни после осыпания семян (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Изменение семян *Gymnospermium smirnowii* во время сухого хранения (1973 г.)

Дата исследования	Состояние и цвет семян	Вес 100 шт., г	Семя		Зародыш		Эндосперм	
			длина	ширина	длина	ширина	длина	ширина
			мм					
25 IV	Сочные, жг. лто-зеленые, с гладкой поверхностью	86.5	7.2	4.6	0.2	0.2	6.0	4.2
7 V	Плотные, зеленовато-бурые, с морщинистой поверхностью	44.30	5.6	4.0	0.5	0.3	5.1	3.4
25 VI	Твердые, бурые, с шершавой поверхностью	30.6	5.1	3.6	0.7	0.4	4.9	3.4
25 IX	Твердые, бурые, с шершавой поверхностью	30.6	5.1	3.6	0.7	0.4	4.9	3.2

Спермодерма свежесобранных семян имеет два хорошо различимых слоя: наружный (ярко-зеленый) и внутренний (желтый), плотно прилегающий к белоснежному эндосперму. Покровы высохшего семени сильно сплющены, но после 3—4 суток намачивания становятся отчетливо видимыми 2 слоя спермодермы: наружный слой представлен 4—6 рядами тонкостенных пустых изодиаметрических клеток, внутренний — 2—3 рядами сильно уплощенных клеток с бурым гидрофильным содержимым (рис. 3), в котором в значительных количествах содержатся дубильные вещества (Тахтаджян, Меликян, 1972).

Периферические стенки клеток наружного слоя спермодермы имеют в основном гладкие или слабоволнистые очертания, но в том месте, где находится выступ семешва, очертания их резко волнистые. Кутикула на сухом семени сохраняется лишь местами, толщина ее колеблется от 100 до 130 мкм. Внутренний ряд клеток спермодермы плотно прилегает к клеткам эндосперма, периферический слой которого состоит из мелких квадратных клеток на продольном срезе, в лежащих глубже слоях эндосперма клетки постепенно увеличиваются в размерах и вытягиваются к центру, приобретая несколько прозенхимный характер и лучевую ориентацию (рис. 2). Лучи сходятся в центральной части эндосперма под зародышем. Клетки эндосперма толстостенные (рис. 3), с крупнозернистым содержимым и большими ядрами. Зародыш в свежесошедшихся семенах длиной 0.18—0.25 мм состоит из мелких гомогенных крупноядерных клеток и имеет слабодифференцированные семядоли. Зародышевая полость заполнена массой свободных бесцветных паренхимных клеток и связана микропилярным каналом с проксимальным углублением, выполненным ярко-желтой паренхимой (рис. 4). По мере высыхания семени канал закрывается и полностью исчезает.

Прорастание семян. Каких-либо литературных сведений о прорастании семян видов гимноспермиума (леонтицы) мы не нашли. По нашим наблюдениям над посевами семян в грунте, которые проводились с 1967 по 1972 г. для их прорастания необходима значительная сумма низких температур: семена могут прорасти только после одной или двух зим. Прорастание надземное. Набухание интактных семян 1-го, 2-го и 3-го года хранения (сборы 1971—1973 гг.) в воде проходило с одинаковой интенсивностью в различных температурных условиях (4 и 20°) и заканчивалось в основном в течение первых суток, при этом они поглощали 60—62% воды от их веса.

Проращивание в лаборатории семян культивируемых и дикорастущих растений сбора 1971 г. проводилось нами во влажном песке и в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге. Оба опыта были начаты в июне 1971 г. и поставлены в 4 вариантах температурного режима: I — 20°, II — 20, 4° (суточное чередование), III — 30°, IV — 4°. В каждом варианте было по 50 семян в четырех повторностях. В чашках Петри семена регулярно промывались водой через каждые 1—2 дня. Повышенная температура вызвала быстрое загнивание семян, причем чем выше была температура и дольше ее воздействие, тем быстрее шло загнивание. Семена проросли только при 4° (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Прорастание семян *Gymnospermium smirnowii* в лабораторных условиях при 4° (1971—1972 гг.)

Происхождение семян	Число дней от начала опыта				Всхожесть, %		Длительность периода прорастания, дни		Энергия прорастания в 1-й и 2-й месяцы, %	
	до начала прорастания		до конца прорастания		в чашках Петри	в песке	в чашках Петри	в песке	в чашках Петри	в песке
	в чашках Петри	в песке	в чашках Петри	в песке						
Культура	180	107	345	340	77	99	165	233	18	31
Дикорастущие растения	154	96	344	185	26	97	190	89	6	15

Непромывавшиеся семена в этих же условиях загнили. Опыты продолжались до тех пор, пока все семена не проросли или не загнили.

В песке прорастание семян, собранных в природных условиях, началось через 3 месяца после начала опыта и длилось также 3 месяца; семена культивируемых растений начали прорастать несколько позже, через 3.5 месяца, и прорастание их затянулось до 7.5 месяца. В чашках Петри прорастание семян культивируемых и дикорастущих растений началось значительно позже, через 6 и 5 месяцев соответственно, и длилось примерно такой же срок — 5.5—6 месяцев.

Максимальная энергия прорастания (наибольшее количество семян, проросших за 1 сутки) во всех вариантах опыта наблюдалась в конце 1-го месяца, затем она снижалась в течение 2-го месяца, после чего прорастание шло очень вяло и растянулось на длительный срок (3—7.5 месяца в разных вариантах опыта). Наибольшее число семян проросло в 1-й и 2-й месяцы. Семена, собранные с культивируемых растений, имели более длительный период прорастания, но значительно большую всхожесть и энергию прорастания в конце 1-го месяца (табл. 3).

Несмотря на растянутость периода прорастания, процент семян, проросших в песке, оказался очень высоким (97—99%). Значительно более низкой была всхожесть семян в чашках Петри; это, возможно, вызвано действием ингибирующих веществ, выделяемых семенами, которое легко проявляется, несмотря на их частое промывание водой. Интересно, что и развитие проростков также происходит только на холоде (4—8°). Воздействие температуры выше 10° в течение 2—3 суток приостанавливало не только начавшееся прорастание, но и рост проростков. В холодильнике с искусственным освещением образовались всходы с зелеными семядолями.

Проверка жизнеспособности семян при длительном хранении показала, что в течение двух с половиной лет они полностью теряют всхожесть, после одного года хранения всхожесть падает на 50%, после полугода — на 30%.

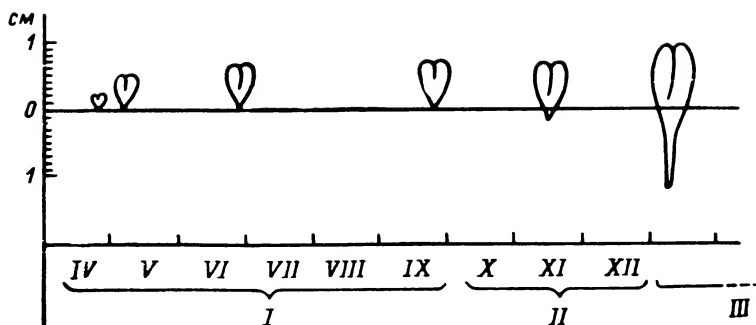


Рис. 5. Динамика роста зародыша *Gymnospermium smirnowii* (с апреля по январь). Периоды развития: I — сухое дозревание, II — холодная стратификация, III — прорастание.

Рост и развитие зародыша. Изучение роста зародыша в период сухого хранения и холодной стратификации семян проводилось на их продольных срезах и на анатомических препаратах, измерения на продольных срезах выполнялись с помощью стереоскопического микроскопа МБС-2. Выяснилось, что значительное изменение размеров зародыша происходит вне материнского растения, в основном в первые 2 недели после осыпания семян. За 12—14 дней сухого хранения он увеличивается в основном за счет роста семядолей в среднем в 3 раза, в то время как размеры высыхающего семени значительно уменьшаются (табл. 2). В период дальнейшего дозревания семян при сухом хранении зародыш еще немного увеличивается в размерах за счет роста семядолей и обозначается его осевая часть (рис. 5). В дальнейшем, в период сухого хранения, размеры зародыша не меняются (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Рост зародыша в семенах *Gymnospermium smirnowii* до прорастания в лабораторных условиях (1973 г.)

Дата исследования	Период исследования	Дифференция частей зародыша	Длина зародыша, мм	Отношение длины зародыша к длине эндосперма, %
20 IV	Семена на материнском растении	Дифференциация отсутствует	0.2	
25 IV	Свежеосыпавшиеся семена	Появление семядолей	0.2	4
7 V	Через 12 дней после осыпания, семена подсохшие	Семядоли	0.6	10
25 VI	2 месяца сухого хранения	»	0.8	14
25 IX	5 месяцев сухого хранения	»	0.8	14
25 XI	5 месяцев сухого хранения + 2 месяца холодной стратификации	Семядоли и осевая часть	0.8 и 0.1	16
25 XII	5 месяцев сухого хранения + 3 месяца холодной стратификации (семена «наклюнулись»)	Семядоли и гипокотиль	1.0 и 1.2	45

После начала холодной стратификации дальнейшие изменения в зародыше были отмечены только через 2 месяца, когда начался рост его осевой части. Рост осевой части в этот период происходил значительно интенсивнее, чем рост семядолей, и в течение месяца зародыш увеличился вдвое главным образом за счет формирования гипокотыля (табл. 4, рис. 5). Абсолютные размеры зародыша к моменту прорастания увеличились в 10 раз, отношение его длины к длине эндосперма за период сухого дозревания семян и холодной стратификации увеличилось более чем в 10 раз.

Прорастание семян *G. smirnowii* происходит очень медленно. Обязательным условием начала прорастания является холодная стратификация

при 4° в течение 3—3.5 месяцев во влажном песке, а период прорастания длится от 3 до 8 месяцев. Обычно зародыш двудольных в созревающих на растении семенах имеет дифференцированные семядоли, почку и гипокотиль. У *G. smirnowii* формирование семядолей протекает в период осыпания семян и в первые 2 недели после осыпания, гипокотиль же начинает расти только после длительного воздействия низкой температуры во влажной среде, эпикотиль в это время совершенно не развит; растение в первый вегетационный сезон с двумя ассимилирующими семядолями остается в фазе проростка. Маленькие размеры зародыша *G. smirnowii*, его слабая дифференциация, значительное увеличение размеров к моменту прорастания, длительный срок прорастания, — все эти признаки характерны для недоразвитых зародышей (Крокер, Бартон, 1955; Грушвицкий, 1961).

Изучение условий прорастания семян *G. smirnowii* показало, что они обладают глубоким органическим покоем. Быстрое набухание семян в воде, местоположение зародыша в семени и строение спермодермы свидетельствуют о том, что покой обусловлен не свойствами покровов, а недоразвитием зародыша. Его развитие происходит в результате смены периодов с двумя режимами — сухого хранения и затем холодной стратификации. Рост зародыша происходит в основном во второй период, поэтому возможно, что у этого растения имеется и покой, обусловленный физиологическим состоянием зародыша, который, по данным М. Г. Николаевой (1967), преодолевается только воздействием низких температур. Таким образом, не исключено, что семена *G. smirnowii* обладают покоем комбинированного типа, вызванным морфологической недоразвитостью зародыша и его физиологическим состоянием, т. е. «особым типом эндогенного морфологического покоя» (Николаева, 1967 : 13).

Многочисленные опыты по проращиванию семян, обладающих глубоким покоем, обусловленным недоразвитым зародышем, показали положительное влияние на них низкой температуры во влажной среде в период созревания; но, как правило, прорастание таких созревших семян происходит уже в тепле. Семенам же *G. smirnowii* для прорастания и дальнейшего развития проростков также требуется низкая температура около 4°. Это довольно редкое явление, в литературе мы нашли подобные данные только для семян можжевельника (Pask, 1921; цит. по: Николаева, 1967).

Замедленное прорастание семян, обусловленное недоразвитым зародышем, считается примитивным признаком, так как оно характерно для древних групп растений (Тахтаджян, 1948; Грушвицкий, 1961). Являясь весенним геоэфемероидом, переносящим жаркое и сухое время года в виде подземных клубней, *G. smirnowii* имеет семена, требующие для своего развития длительного периода покоя, совпадающего с неблагоприятными для него условиями летнего периода. Таким образом, недоразвитость зародыша в зрелом семени следует рассматривать как приспособление этого растения, развивающегося в холодное и влажное время года, к неблагоприятным для него летним условиям.

В заключение выражаю благодарность И. В. Грушвицкому за ряд ценных замечаний.

ЛИТЕРАТУРА

Грушвицкий И. В. (1961). Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений. Комаровские чтения, III. — Крокер В., Л. Бартон. (1955). Физиология семян. — Николаева М. Г. (1950). Физиологическое изучение покоя и прорастания семян *Ferula*. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 7. — Николаева М. Г. (1967). Физиология глубокого покоя семян. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Тахтаджян А. Л. (1970). О роде *Gymnospermium* Spach. Бот. ж., 55, 8. — Тахтаджян А. Л., А. П. Меликян. (1972). Сравнительно-анатомическое изучение семенной оболочки *Leontice*, *Gymnospermium*, *Saulophyllum* и близких родов в связи с их систематикой. Бот. ж., 57, 10. — Штромберг А. Я., А. М. Джорбенадзе. (1971). Некоторые биологические особенности *Leontice smirnowii* Trautv. Растит. ресурсы, VII, 3.

Институт фармакохимии АН ГрузССР,
г. Тбилиси.

Получено 29 IV 1975.

М. Б. Митина

РАЗНОГОДИЧНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРИВОЙ ЦВЕТЕНИЯ ТРАВЯНОГО ПОКРОВА СНЫТЕВОЙ ДУБРАВЫ (БЕЛГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

M. B. MITINA. INTERANNUAL VARIABILITY OF THE FLOWERING CURVE
OF GRASS COVER OF GOUTWEED OAK FOREST (BELGOROD DISTRICT)

Исследования проводились на стационаре Ленинградского университета «Лес на Ворскле» (Белгородская область) в плане многолетних работ. В результате фенологических наблюдений, выполнявшихся параллельно с изучением микроклиматических условий в 300-летнем липо-дубняке снытевом, проанализирована сезонная ритмика цветения травянистых растений. Непостоянство сроков и продолжительности цветения травянистых видов приводит к изменению формы кривой цветения в разные годы. Модификации кривой цветения в разные годы зависят от эколого-биологических свойств видового состава и микроклиматических колебаний под пологом широколиственного леса.

Одним из методов, характеризующих особенности сезонного развития растительных сообществ, является построение кривых цветения на основе подсчета числа цветущих видов исследуемого фитоценоза на разных этапах периода вегетации. Цветение каждого вида, как правило, происходит в наиболее благоприятной для него экологической обстановке. Именно поэтому метод построения кривых цветения используется в геоботанике не только для характеристики сезонного развития растительных сообществ, но и для понимания взаимоотношений растений со средой их обитания.

Как указывает В. Н. Голубев (1965), первым разработал и обосновал этот метод В. Н. Хитрово (1910), который начал свои исследования в 1901 г., а опубликовал их лишь через 10 лет. Хитрово считал, что составление кривых цветения является могущественным методом биологического анализа элементов формации и характеристики последних в разных ботанико-географических зонах. В те же годы к построению кривых цветения приступил В. Н. Сукачев (1903), которого также считают основоположником этого метода. Но широкое распространение данный метод получил лишь после выхода в свет работы А. П. Шенникова (1928), в которой кривые цветения видов луговых фитоценозов сопоставлены с сезонной динамикой температуры воздуха. Вслед за Шенниковым А. В. Кожевников (1929), исследуя травяной покров липового леса, использовал этот метод для анализа сезонной ритмики травянистых растений с учетом режима освещенности под лесным пологом.

В дальнейшем построение кривых цветения прочно вошло в методику исследований растительных сообществ и успешно применяется целым рядом ботаников (Куренцова, 1936; Серебряков, 1945, 1949; Липатова, 1959; Денисова, 1960; Калда, 1962; Андреева, 1963; Шамардина, 1964; Ронгинская, Лашинский, 1965; Голубев, 1965, 1969; Москаленко, 1966; Карписонова, 1967, и др.).

На первом этапе применение указанного метода рассматривалось как удобный способ фенологической характеристики сообществ. После упомянутых работ Шенникова и Кожевникова характер кривых цветения стали связывать с действием тех или иных экологических факторов. В последние годы кривые цветения используются еще и в качестве фенологических характеристик, отражающих, в частности, степень нарушения отдельных типов фитоценозов (Карписонова, 1967).

Для травяного покрова широколиственных лесов кривые цветения впервые были составлены и проанализированы Кожевниковым (1929, 1937). У травостоя липовых и дубовых лесов Подмосковья он отметил характерную двухвершинную кривую цветения. Два максимума на полученной кривой рассматриваются им как проявление двух самостоятельных «типов растительности» (терминология Кожевникова). Сопоставляя

кривую цветения с кривой затенения под пологом леса, он пришел к выводу, что первый максимум цветения соответствует группе светолюбивых видов, а второй — группе теневыносливых; он считает, что первый максимум обусловлен цветением ранневесенних эфемероидов.

На основании этих работ долгое время двухвершинный тип кривой цветения травянистых видов под пологом леса считался типичным для широколиственных лесов. Однако появившиеся позднее работы целого ряда исследователей, применявших метод построения кривых цветения, содержат противоречивые сведения. Двухвершинная кривая цветения с максимумами в середине июня и августе была получена В. В. Липатовой (1959) для верхнеамурских дубрав, Р. А. Карпионовой (1967) для малонарушенной дубравы в Подмоскowie. Целым же рядом исследователей широколиственных лесов были получены одновершинные кривые цветения травянистых видов с максимумами в конце мая—начале июня (Серебряков, 1945, 1949 — для липового леса; Калда, 1962 — для дубрав Эстонии; Камышев, 1964 — для Воронежских дубрав; Голубев, 1965 — для дубовых лесов Курского заповедника «Стрелецкая степь» и, наконец, Карпионова, 1967 — для нарушенных и деградированных дубрав Подмоскowie).

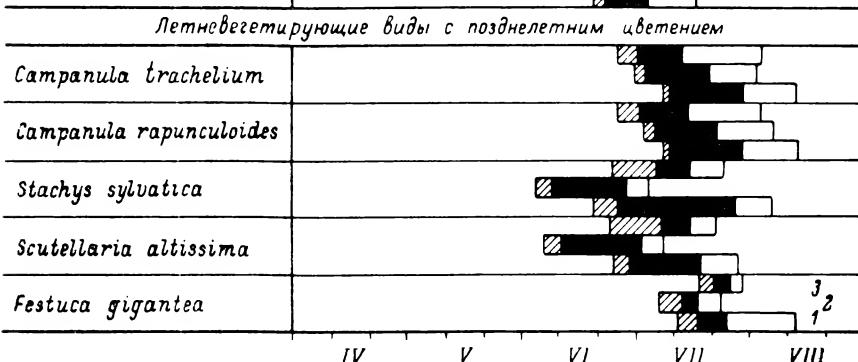
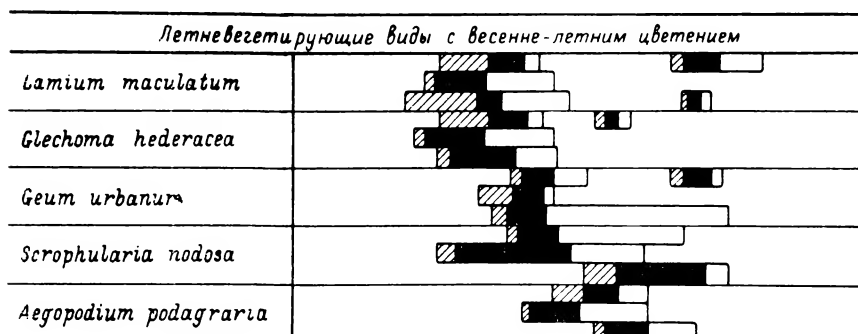
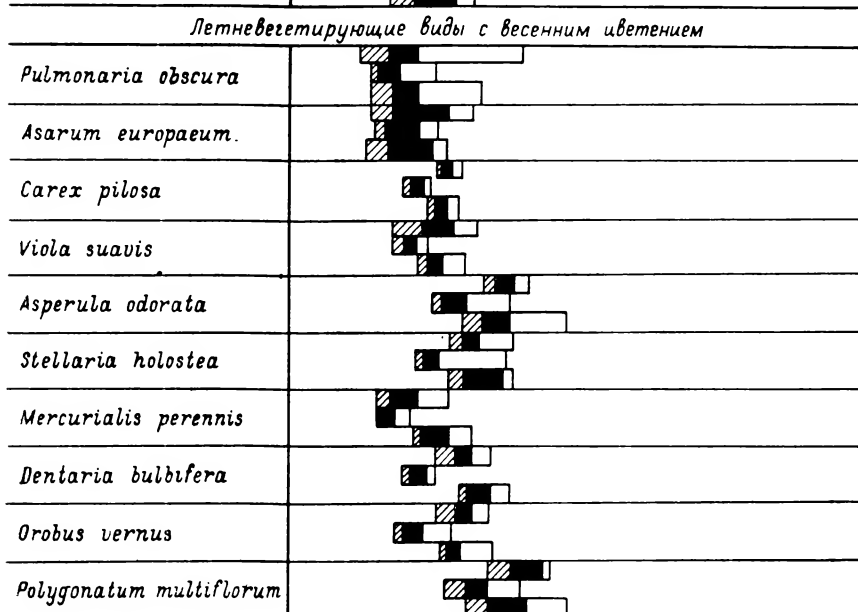
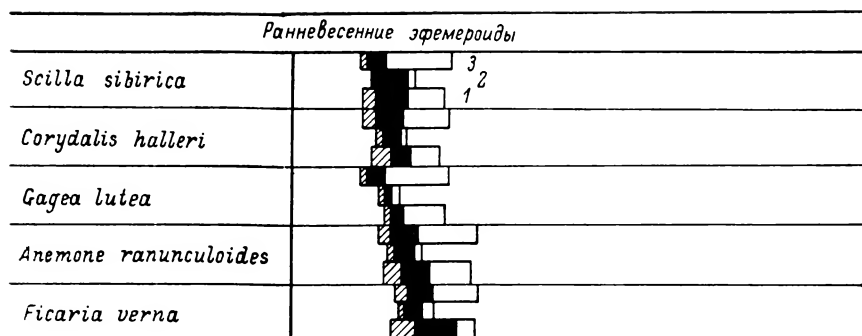
Многолетние фенологические наблюдения, проведенные нами в учхозе «Лес на Ворскле» (пос. Борисовка Белгородской области) в 300-летнем липо-дубняке снытевом, позволили составить кривые цветения видов травяного покрова за ряд лет. Целью настоящей работы было выяснение степени постоянства кривой цветения в разные годы для одного и того же фитоценоза. При построении кривых цветения сознательно отбрасывались появляющиеся сорные виды и кривые строились на основании фенологических наблюдений за постоянно произрастающими видами. Параллельно производились микроклиматические наблюдения за режимом освещенности и температурой воздуха под пологом леса. И фенологические, и микроклиматические наблюдения выполнялись весной и в начале лета ежедневно, а начиная с середины июня — один раз в 3 дня. Освещенность измерялась люксметром Ю-16 в 50 точках на уровне травостоя в полдень. Температура регистрировалась психрометром Ассмана также на уровне травостоя в полдень. Фенологические наблюдения велись по общепринятым методикам (Шульц, Шамраевский, 1941; Бейдеман, 1954; Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях, 1965).

Характерной чертой травяного покрова липо-дубняка снытевого является господство *Aegopodium podagraria*¹ с некоторой примесью *Carex pilosa*. Постоянное участие в травостое принимают *Asarum europaeum*, *Asperula odorata*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *Viola suavis*, *V. hirta*, *V. myrabilis*, *Campanula rapunculoides*, *C. trachelium* и целый ряд других видов.

Весной, до распускания листьев у деревьев и кустарников, в травостое господствует синузия ранневесенних эфемероидов, которую представляют *Scilla sibirica*, *Corydalis halleri*, *Anemone ranunculoides*, *Gagea lutea*, *G. minima*, *Ficaria verna*. Подробные геоботанические описания растительности липо-дубняка снытевого приводятся в работах С. Н. Карандиной (1949) и Ю. Н. Нешатаева с соавторами (1974, а, б). Всего на участке отмечено 46 травянистых видов, из них постоянно в разные годы встречаются 36.

Вследствие листопадности древесных пород сезонная динамика микроклимата под пологом широколиственного леса характеризуется резкими изменениями освещенности травяного покрова (Горышина, Нешатаев, 1960, 1974). Быстрое прогревание после таяния снега верхних горизонтов почвы и нижних, примыкающих к почве слоев воздуха приводит к более раннему началу вегетации травянистых растений по сравнению с растениями кустарникового и древесного ярусов; при этом разрыв в начале вегетации составляет иногда 4—8 недель. В результате этого для травос-

¹ Латинские названия растений приведены по «Флоре средней полосы Европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964).



IV V VI VII VIII

а
 б
 в

стоя весной создается экологическая ниша, характеризующаяся высокой освещенностью и умеренно низкими температурами воздуха при высокой почвенной влажности. Этот период развития фитоценоза вслед за Солсбери (Salisbury, 1916) выделяется нами как световая фаза леса (Горышина, Митина, 1974; Митина, Антонова, 1974). Летом микроклиматические условия под пологом леса резко меняются. Травянистые растения попадают в условия довольно высоких температур, недостаточного водоснабжения и освещенности, которая с развитием древесного полога падает более чем в 50 раз. В летнее время нередко почвенные и атмосферные засухи. Это так называемая теневая фаза леса. Промежуточный период, соответствующий времени распускания крон у деревьев, кустарников и подроста, выделяется как переходная фаза развития леса, которая характеризуется снижением освещенности травостоя от весеннего уровня к летнему.

Все травянистые растения цветут в зависимости от своих биологических особенностей в разное время периода вегетации и имеют различную продолжительность цветения.

На основании наблюдений за сезонным развитием травянистых видов в исследуемом фитоценозе мы выделяем 4 группы растений в зависимости от сроков и продолжительности их цветения (рис. 1).

1) Быстро отцветающие виды с ранневесенним цветением (эфмероиды *Scilla sibirica*, *Corydalis halleri*, *Anemone ranunculoides*, *Gagea lutea*, *G. minima*, *Ficaria verna*).

2) Летневегетирующие виды с относительно коротким периодом цветения в весеннее время — в конце апреля—начале мая. Это *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *Asperula odorata*, *Viola suavis*.

3) Летневегетирующие виды с весенне-летним цветением, способные за период вегетации либо продолжительно цвести, либо цвести повторно 2—3 раза, или прекращать цветение в начале лета при неблагоприятных условиях. Цветение этих видов наступает в середине мая и может продолжаться иногда с перерывами до середины или до конца августа. К этой группе относятся *Glechoma hederacea*, *Geum urbanum*, *Lamium maculatum*, *Scrophularia nodosa*.

4) Летневегетирующие виды с позднелетним, относительно коротким периодом цветения в середине июня—июле — *Campanula rapunculoides*, *Stachys sylvatica*, *Scutellaria altissima*.

Сроки цветения видов каждой группы могут изменяться в зависимости от погодных условий. Такое изменение сроков начала и продолжительности цветения показано на рис. 1. За 3 года минимальная разница, в несколько дней, отмечалась в цветении эфмероидов, в частности у *Scilla sibirica*, а максимальная — почти 40 дней — зафиксирована у *Scrophularia nodosa*.

Теоретически первая, вторая и четвертая группы видов с более короткими и относительно постоянными сроками цветения в течение сезона могли бы образовывать самостоятельные пики на кривой цветения. Особенно четко они могут проявиться в ранние растянутые весны, когда эфмероиды способны «отрываться» в своем развитии от летневегетирующих видов на 2—3 недели. Например, в 1961 и 1966 гг. цветение эфмероидов было зафиксировано в первых числах апреля (Горышина, 1969). При более поздних сроках таяния снега время цветения ранневесенних эфмероидов может совпадать по срокам с цветением второй группы и тем самым увеличить максимум кривой цветения.

Вторая группа летневегетирующих видов наиболее многочисленная. Цветение их начинается с распусканием листьев у деревьев и совпадает с переходной фазой развития леса.

Рис. 1. Группы растений травяного покрова снытевой дубравы с различными сроками и продолжительностью цветения в разные годы.

а — начало цветения (цветет до 50% особей), б — массовое цветение, в — цветение последних единичных особей; годы: 1 — 1969, 2 — 1970, 3 — 1971.

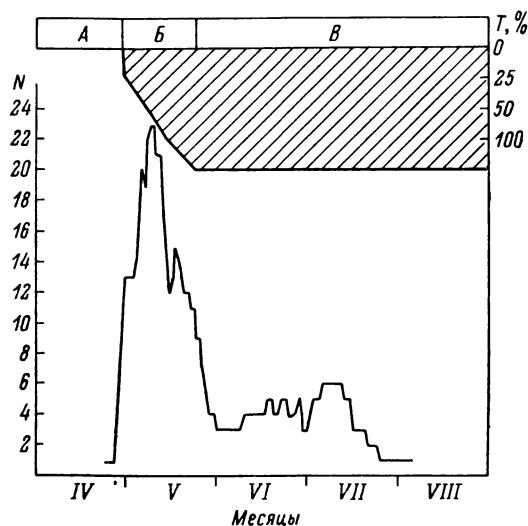


Рис. 2. Кривая цветения травостоя снытевой дубравы в 1964 г.

N — число одновременно цветущих видов; T — затенение травостоя древесным пологом (в процентах к затенению в летний период); продолжительность: A — световой фазы, B — переходной фазы, B — теневой фазы развития леса.

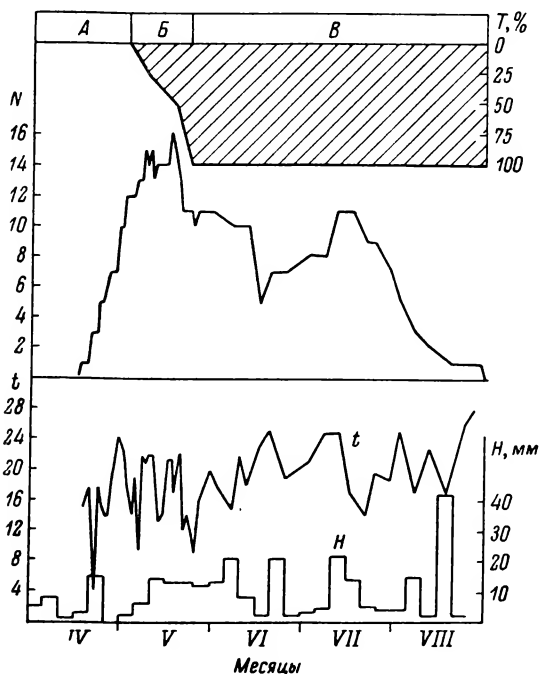


Рис. 3. Кривая цветения травостоя снытевой дубравы в 1969 г.

N — число одновременно цветущих видов; T — затенение травостоя древесным пологом (в процентах к затенению в летний период); t — температура воздуха на уровне травостоя, H — осадки (в мм), суммированные по пентадам; продолжительность: A — световой фазы, B — переходной фазы, B — теневой фазы развития леса.

Четвертая группа видов также может давать небольшой максимум на кривой цветения. Но в эту группу входят только несколько видов, поэтому данный максимум легко сливается с максимумом третьей группы.

Третья группа видов характеризуется продолжительными и непостоянными сроками цветения, которые по сравнению с цветением видов других групп в наибольшей степени зависят от погодных условий. В результате именно эти виды определяют форму кривой цветения. Значительно изменяя сроки своего цветения, они могут либо уменьшить (или увеличить) максимумы, образуемые видами второй и четвертой групп, либо уменьшить различия между ними на кривой.

Изучая кривые цветения, составленные за ряд лет (рис. 2—5), мы видим кривые обоих типов — с одним и с двумя максимумами, описанные предшествующими исследователями. Кривые цветения 1964 и 1971 гг. можно считать сходными; они имеют ярко выраженный весенний пик и едва намечающийся летний (рис. 2 и 5). Кривая цветения 1969 г. носит четкий двухвершинный характер (рис. 3), а в 1970 г. (рис. 4) она была в общем одновершинной кривой, с максимумом в весеннее время и последующим постепенным спадом.

Попытаемся проанализировать полученные нами кривые цветения в разные годы в связи с изменяющимися погодными условиями.

Эфемероиды начинают зацветать во время световой фазы леса вскоре после таяния снега. Но, несмотря на различные сроки наступления переходной фазы леса (1964 г. — 29 IV, 1969 г. — 2 V, 1970 г. — 23 IV, 1971 г. — 9 V), весна все эти годы была поздней и вегетация первых весенних растений после таяния снега начиналась лишь во второй половине апреля. В 1964 и 1970 гг. весна была короткой и теплой, с ранним распусканием листвы у деревьев, тогда как в умеренную (1969 г.) и прохладную (1971 г.) весны олиствление древесного полога было более поздним. В начале переходной фазы к цветущим эфемероидам присоединяется значительное число видов из группы летневегетирующих с весенним цветением, которые и составляют основу первого весеннего максимума. Ярко выраженный весенний пик цветения, совпадающий по времени со второй половиной переходной фазы леса, характерен для всех кривых цветения травостоя широколиственных лесов.

В конце переходной фазы леса происходит снижение числа цветущих видов. В это время цветут лишь виды третьей группы, которые в различные годы ведут себя по-разному. В 1969 г. отмечалось продолжительное и в ряде случаев вторичное цветение. В 1970 г. цветение закончилось в июне, а в 1971 г. приостановилось в июне, но через месяц некоторые виды зацвели повторно. Вследствие этих колебаний характер кривой цветения после весеннего максимума в разные вегетационные сезоны варьирует главным образом в зависимости от поведения видов третьей группы. Так, снижение числа цветущих видов после весеннего пика 1969 и 1970 гг. было более или менее постепенным, в то время как в 1964 и 1971 гг. — резким. Возможно, что в этот период особенно сильно сказывается действие режима влажности.

Как видно из рисунков, резкое снижение числа цветущих видов на кривой цветения соответствует засушливым условиям с довольно высокими температурами воздуха (1971 г.), в то время как дождливая погода с умеренным прогреванием воздуха приводит к более продолжительному цветению (1969 г.). Несмотря на то что вторичное цветение растений третьей группы наблюдалось как в 1969, так и в 1971 гг., кривые цветения этих лет сильно различаются. В 1969 г. длительное цветение видов третьей группы, вызванное относительно равномерным распределением осадков в летние месяцы и умеренно высокими температурами (рис. 3), совпадает с цветением позднелетних видов и таким образом увеличивает второй максимум кривой. В 1971 г. цветение видов третьей группы было сначала прервано низкими температурами в июне, а затем наступлением засухи в июле. В результате получилась одновершинная кривая с постепенным растянутым снижением весеннего пика в течение сезона. Кроме того,

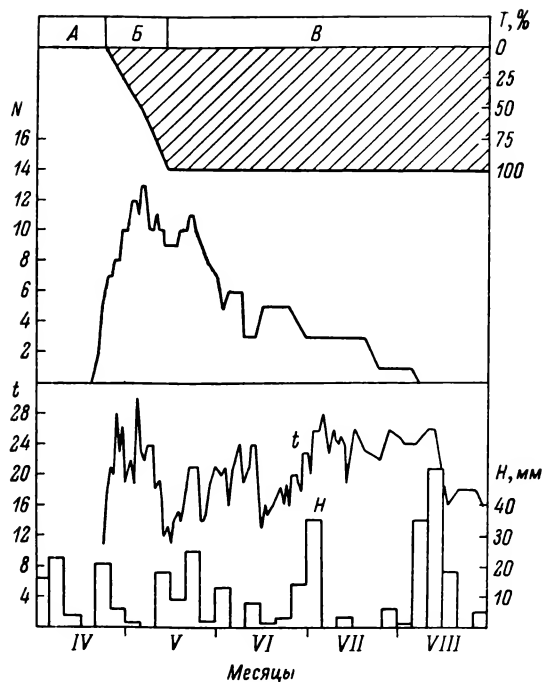


Рис. 4. Кривая цветения травостоя снытевой дубравы в 1970 г.

N — число одновременно цветущих видов; T — затенение травостоя древесным пологом (в процентах к затенению в летний период); t — температура воздуха на уровне травостоя, H — осадки (в мм), суммированные по пентадам; продолжительность: A — световой фазы, B — переходной фазы, B — теневой фазы развития леса.

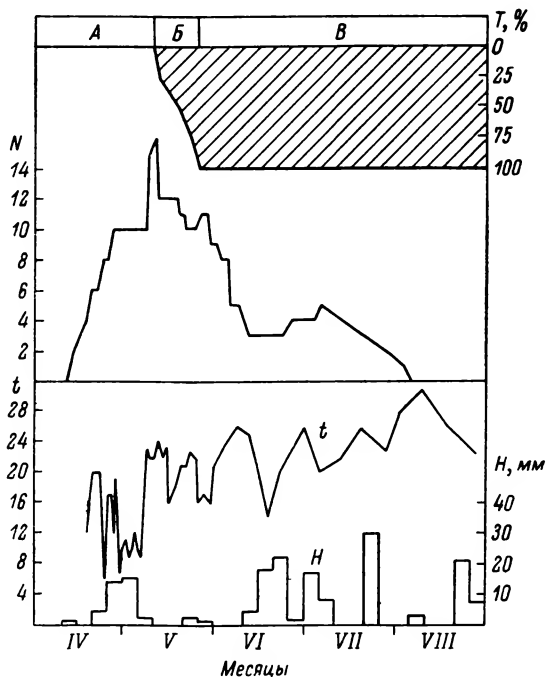


Рис. 5. Кривая цветения травостоя снытевой дубравы в 1971 г.

N — число одновременно цветущих видов; T — затенение травостоя древесным пологом (в процентах к затенению в летний период); t — температура воздуха на уровне травостоя; H — осадки (в мм), суммированные по пентадам; продолжительность: A — световой фазы, B — переходной фазы, B — теневой фазы развития леса.

в 1971 г. был также перерыв в цветении видов этой группы (как и в 1969 г.) и наблюдалось более позднее цветение видов четвертой группы в связи с низкими температурами в июне. Вторичное цветение, вызванное выпадением осадков при умеренно высокой температуре воздуха в июле, способствовало формированию небольшого, слабо выраженного второго максимума.

Таким образом, для одного и того же фитоценоза, слагаемого одними и теми же видами, в разные годы мы получили различные кривые цветения — с одним и с двумя максимумами. Если первый весенний максимум оказался постоянным (он связан с определенным режимом освещенности и приурочен к середине переходной фазы развития леса), то второй, позднелетний, максимум в большой степени зависит от погодных условий. Следует также отметить, что летневегетирующие виды с весенним цветением, формирующие первый максимум кривой цветения, являются характерными представителями широколиственных лесов, а позднелетние, ответственные за второй пик, реже встречаются в дубовых лесах и тяготеют в основном к опушечным и осветленным местообитаниям. Таким образом, цветение растений довольно консервативно, генетически закреплено во времени, связано с общими сроками вегетации и в то же время относительно подвижно, изменяясь в зависимости от погодных условий. Поэтому форма кривой цветения непостоянна и меняется в разные годы. Полученная в течение одного сезона вегетации, кривая цветения не отражает полностью биологических закономерностей, определяющих цветение растений в фитоценозе, и не может служить полной характеристикой того или иного растительного сообщества. Только многолетние наблюдения позволяют выявить форму кривой цветения, типичную для исследуемого фитоценоза в определенных погодных условиях, изучить и понять модификации этой кривой в зависимости от ритмики составляющих фитоценоз видов и дают возможность проследить изменчивость этой ритмики в разные годы.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреева И. И. (1963). Ритм сезонного развития растений буково-каштановых лесов Батумского побережья Кавказа. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 517. — Бейдеман И. Н. (1954). Методы фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. — Голубев В. Н. (1965). Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. — Голубев В. Н. (1969). К методике составления кривых цветения растительных сообществ. Бюлл. МОИП, отд. биол., 74, 2. — Горышина Т. К. (1969). Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. — Горышина Т. К., Ю. Н. Нешатаев. (1960). Особенности микроклимата дубового леса и их значение для жизни растений. Вестн. ЛГУ, 15, сер. биол. 3. — Горышина Т. К., М. Б. Митина. (1974). Фотосинтез дубравных растений как физиологическая основа их продуктивности. В кн: Биологическая продуктивность и ее факторы в лесостепной дубраве. Л. — Горышина Т. К., Ю. Н. Нешатаев. (1974). Основные черты микроклимата под пологом дубового леса. В кн: Биологическая продуктивность и ее факторы в лесостепной дубраве. Л. — Денисова Г. М. (1960). Ритм сезонного развития луговых растений низовий Северной Двины. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст., 57, 4. — Калда А. А. (1962). Широколиственные леса Эстонской ССР. Автореф. дисс. Тарту. — Камышев Н. С. (1964). Фенология дубрав окрестностей г. Воронежа. Науч. зап. Воронеж. отд. ВБО. — Карандина С. Н. (1949). Растительность стационара в липово-дубовом лесу. Уч. зап. ЛГУ, 92, сер. биол., 17. — Карпионов Р. А. (1967). Дубравы лесопарковой зоны Москвы. — Кожеников А. В. (1929). К фитоэкологической характеристике липовой дачи 38-го квартала Погоно-Лосиногостровского острова. Тр. по лесн. опытн. делу Центр. лесн. опытн. станц., 6. — Кожеников А. В. (1937). Некоторые закономерности сезонного развития растительных ассоциаций. Уч. зап. МГУ, сер. биол., 11. — Куренцова Г. Э. (1936). Динамика вегетации травянистой растительности в условиях южно-уссурийской тайги. Тр. Горно-таежн. станц. ДВ ФАН СССР, 1. — Липатова В. В. (1959). Сезонное развитие травяного покрова некоторых сообществ в подзоне широколиственно-хвойных лесов. В кн: Амурская тайга. М.—Л. — Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. (1966). Под ред. Г. Э. Шульца. М.—Л. — Москаленко Н. П. (1966). О кривых цветения некоторых тундровых фитоценозов окрестностей г. Норильска. Бюлл. МОИП, отд. биол., 71, 6. — Митина М. Б., Л. А. Антонова. (1974). Сезонное развитие растений лесостепной дубравы. В кн.: Биологическая продуктивность и ее факторы в лесостепной дубраве. Л. — Нешатаев Ю. Н., Л. А. Добрецова, С. И. Самилjak. (1974). Биологическая продуктивность и ее сезонная

динамика в разных ярусах дубового леса. В кн: Биологическая продуктивность и ее факторы в лесостепной дубраве. Л. — Нешатаев Ю. Н., В. Г. Плавников, С. И. Самилляк, Л. С. Счастливая, И. А. Терешенкова. (1974). Лесостепная дубрава «Лес на Ворскле». В кн: Биологическая продуктивность и ее факторы в лесостепной дубраве. Л. — Ронгинская А. В., Н. Н. Лащинский. (1965). Особенности сезонного ритма развития растений некоторых ассоциаций в районе Нижнего Приангарья. Растительный покров Красноярского края, 2. — Серебряков И. Г. (1945). Фенологические наблюдения в лесах Подмоскovie. Уч. зап. МГУ, 6. — Серебряков И. Г. (1949). Материалы по фенологии подмосковных лесов и зарастающих вырубок. Вестн. МГУ, 6. — Сукачев В. Н. (1903). Очерк растительности юго-восточной части Курской губернии. Изв. СПб лесн. инст., 2. — Шамардина Н. Н. (1964). О ритме цветения растений под пологом широколиственного леса. Бюлл. МОИП отд. биол., 69, 2. — Шенников А. П. (1928). Фенологические спектры растительных сообществ. Тр. Вологодск. обл. с.-х. опытн. станц., 11. — Шульц Г. Э., В. Б. Шамраевский. (1941). Фенологические наблюдения. Практическое руководство. — Хитрово В. Н. (1910). Рациональная постановка фенологии как метода ботанической географии. Дневник XII съезда русских естествоиспытателей и врачей в Москве с 28 декабря 1909 г. по 6 января 1910 г. Отд. II. — Salisbury E. J. (1916). The oak-hornbeam woods of Hertfordshire I, II. Ecology, 4: 83—117.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 1 III 1974.

[УДК 582.572.232 (470.5) (-925.16)]

Л. В. Бардунов, В. В. Телятьев

ЛАНДЫШ (*CONVALLARIA KEISKEI* MIQ.) МЕЖДУ УРАЛОМ И ВОСТОЧНЫМ ЗАБАЙКАЛЬЕМ

L. V. BARDUNOV, V. V. TELYATJEV. LILY-OF-THE-VALLEY
(*CONVALLARIA KEISKEI* MIQ.) BETWEEN THE URAL MOUNTAINS
AND THE TRANS-BAIKAL REGION

Сообщается о произрастании ландыша *Convallaria keiskei* Miq. на территории юга Иркутской области. Это первое достоверное указание вида западнее Восточного Забайкалья. Обсуждается возможное антропогенное происхождение местонахождения, далеко отстоящего от ближайших восточнозabayкальских, высказывается предположение о его реликтовом характере.

Ареал ландыша *Convallaria* L. демонстрирует классический для неморальных растений разрыв: Европа—Дальний Восток. Европейский участок ареала имеет восточную границу на Урале, на его западных склонах (Крылова, 1974), дальневосточный участок на запад простирается до Забайкалья. Забайкальско-дальневосточный ландыш рассматривается либо как разновидность европейской *Convallaria majalis* L. (var. *manshurica* Kom.), либо — в последние годы более часто — в качестве особого вида *C. keiskei* Miq.

Приводимые в литературе сведения о западной границе дальневосточного ландыша довольно разноречивы. Одни авторы (например Федченко, Некрасова, 1931; Петряев, 1952; Попов, 1957) указывают ландыш для территории Бурятской АССР, не приводя впрочем конкретных местонахождений; другие его западную границу протягивают до Байкала и дальше к западу от озера. Так, А. Ф. Гаммерман (1967) утверждает, что ландыш «на западе заходит в Даурии до озера Байкал; изредка находится к западу от озера» (с. 379). Отметим, что ни Л. М. Черепнин (1959), ни К. А. Соболевская (1967) не приводят ландыш для Красноярского края.

И. Г. Зоз и Н. А. Черных (1961) утверждают, что ареал дальневосточного ландыша на западе «охватывает Иркутскую обл. (Иркутск), Бурятскую АССР (восточная часть), Якутскую АССР (Ахно)» (с. 58). Однако карта ареала, помещенная в этой же работе, показывает совершенно иную картину. Судя по карте, распространение ландыша в Сибири огра-

ничено восточной частью Забайкалья с самой западной точкой, лежащей чуть западнее г. Читы. Авторы отмечают, что карта ареала составлена ими по материалам гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН).

С распространением ландыша в Забайкалье, как оно показано на карте ареала (не в тексте!) в цитированной работе Зоза и Черных, практически совпадает его распространение согласно Л. П. Сергиевской (1972). Она дает более полную картину распространения ландыша, но самая западная точка у этого автора та же, что у Зоза и Черных, — верховья р. Хилок, примерно в 100 км к западу от Читы.

Таким образом, ни в гербарии БИНа, ни в Гербарии им. П. Н. Крылова при Томском университете (ибо ясно, что Сергиевская составляла свою сводку на основе этого гербария) нет никаких материалов, которые свидетельствовали бы о распространении ландыша к западу от Восточного Забайкалья. Нет таких материалов и в Гербарии им. М. Г. Попова в Иркутске.

Мы не знаем, на чем основывались авторы, цитированные выше, указывая местонахождения ландыша западнее Восточного Забайкалья и даже западнее озера Байкал, однако отсутствие гербарных образцов, собранных западнее верховьев р. Хилок, решает вопрос о западной границе *C. keiskei* вполне определенно и однозначно.

Поскольку ландыш — и европейский и забайкальско-дальневосточный — растение, очень заметное и широко известное благодаря своим целебным и декоративным свойствам, есть все основания считать, что ареал его изучен практически с исчерпывающей полнотой. Так мы и считали. Поэтому сообщение о том, что в Зиминском районе Иркутской области, в окрестностях с. Междугранка растет ландыш, было воспринято нами с большим скептицизмом. Мы не могли себе представить, что на территории юга Иркутской области, и к тому же не в глухом месте, а в окрестностях населенного пункта, есть местонахождение ландыша, оставшееся до сих пор не выявленным. В Сибири ландышем часто называют грушанку, и мы полагали, что в данном случае речь идет о ней.

Сотрудница Иркутского научно-исследовательского института эпидемиологии и микробиологии Министерства здравоохранения РСФСР Е. Г. Обозова, сообщившая нам о ландыше, дабы доказать свою правоту, посетила район, где, по ее словам, растет этот вид, и привезла оттуда растение, которое мы определили как *C. keiskei*.

После этого мы сами посетили район произрастания ландыша: сначала В. В. Телятьев вместе с Е. Г. Обозовой, показавшей участок с ландышем, затем мы побывали там оба.

Ландыш растет в 1 км от южной окраины с. Междугранка, примерно в 50 км западнее г. Зимы. Это территория Иркутско-Черемховской равнины близ предгорий Восточного Саяна. Участок, на котором растет ландыш, представляет собой ровную площадку со слабым уклоном к юго-западу. Расположен он примерно на высоте 520—550 м над ур. м.

Участок (как и прилегающие территории) покрыт редким березняком с примесью сосны и лиственницы сибирской. Деревья расположены редко, высота их в среднем 12—15 м. Под ними — густая молодая поросль (в возрасте до 20 лет) березы с примесью осины и сосны. Высота молодых деревьев 5—8 м, диаметр стволиков 6—8 см. Единично встречаются козья ива, деревца ели, рябина и кустарниковая ольха.

На участке, где произрастает ландыш, последний резко преобладает в покрове, образуя сплошные заросли с почти 100% проективным покрытием. В качестве примеси к ландышу встречаются *Pteridium aquilinum*,¹ *Vaccinium vitis-idaea*, *Rubus saxatilis*, *Pyrola rotundifolia*, *Lathyrus humilis*, *Trollius asiaticus*, *Galium boreale*, *Thalictrum minus*, *Chamaenerium angustifolium*, *Pulmonaria mollissima*, *Atragene sibirica*, *Viola uniflora*, *V. canina*,

¹ Латинские названия приведены по «Флоре Средней Сибири» М. Г. Попова (1957, 1959).

Vicia venosa, *V. cracca*, *Angelica silvestris*, *Saussurea parviflora*, *Calamagrostis arundinacea* и некоторые другие, столь же обычные виды. Моховой покров отсутствует. По всему участку хорошо выражена почти сплошная подстилка из отмерших листьев березы и осины, толщина ее 2—3 см. В отдельных местах ландыш растет один, практически без всякой примеси. Участок с ландышем очень однороден.

Прилегающая территория ничем существенным от охарактеризованного выше участка не отличается. Та же густая щетка молодой поросли березы и осины под пологом редких берез, сосен и лиственниц. Тот же травяной покров, в котором, правда, встречаются и виды, отсутствующие на занятом ландышем участке, например *Cypripedium guttatum* и *Allium victorialis* (последний обнаружен непосредственно на западной границе участка).

Весь этот район ранее был занят лиственничными и сосновыми лесами, которые были вырублены около 20 лет назад. Крупные деревья остались от прежнего леса, молодая поросль появилась после вырубки.

Граница между территориями, где ландыш господствует в покрове, и территорией, где его нет вовсе, как правило, очень резкая, ширина ее составляет всего 0.5—2 м. Занятый ландышем участок имеет, видимо, форму, близкую к эллипсу, и несколько вытянут с востока на запад. У западной границы — два небольших языка. Площадь участка (измеренного шагами) порядка двух третей гектара, во всяком случае не меньше 0.5 га. Метрах в 50 западнее участка имеется несколько экземпляров ландыша, растущих разбросанно под пологом осиново-березового леса.

Через участок, ближе к его северной окраине, проходит в широтном направлении заброшенная лесная дорога.

Плотность и густота насаждений ландыша, их резкая граница связаны, несомненно, с преобладанием вегетативного размножения. Ландыш обильно цветет в июне и начале июля, но плодов, по-видимому, почти не образует. 20 VIII обнаружить плоды нам не удалось.

Близость участка с ландышем к населенному пункту, отсутствие заметной специфики участка, явно вторичный характер леса как на площади, занятой ландышем, так и в ее окрестностях, — все это наводило на мысль об антропогенном происхождении данного местонахождения, о том, что этот ландыш — остаток некогда разводимого в культуре. Надо сказать, что ландыш (в основном как раз *C. keiskei*) сравнительно нередок в культуре в южных районах Иркутской области и в г. Иркутске. Правда, разводится он лишь с декоративной целью на очень небольших площадях (не более нескольких квадратных метров) на приусадебных участках. О промышленных плантациях ландыша нам по крайней мере ничего не известно. Данное же местонахождение — в случае его антропогенного происхождения — может быть только остатком плантации, а не посадок, производившихся с декоративной целью. Об этом говорят размер участка и отсутствие каких-либо данных о том, что на его месте или хотя бы в ближайших окрестностях когда-либо было поселение. Наоборот, как отмечалось выше, раньше здесь был лес.

Если приводимое местонахождение ландыша — остаток плантации (или вообще антропогенного происхождения), то из этого следует, что за последние несколько десятилетий он не только великолепно прижился в совершенно не свойственных этому виду условиях при отсутствии какого бы то ни было ухода, но даже значительно расширил занятую им площадь. Представить, что первоначальные размеры плантации составляли хотя бы 0.5 га, крайне трудно. Местные жители, несомненно, знали бы о такой плантации.

Было бы весьма заманчиво обследовать район окрестностей села и поискать дополнительные местонахождения ландыша. Наличие нескольких участков с ландышем с несомненностью свидетельствовало бы против предположения об их антропогенном происхождении. К сожалению, мы не располагали временем и произвести такого обследования не смогли. Местные жители указали нам только одну точку (кроме уже известной) — примерно в 2—3 км северо-западнее села. Вместе с жителем, указавшим

нам этот пункт, мы посетили его. Ландыш там обнаружить не удалось. Правда, сам участок, где будто бы растет ландыш — небольшая полянка среди редкостойного лиственничника, был выкошен, а сено вывезено. Поэтому вопрос остался открытым.

Предположения об антропогенном происхождении рассматриваемого местонахождения ландыша, видимо, мало вероятны. Все же исключить их полностью нельзя. Однако мы полагаем, что гораздо больше оснований считать это местонахождение реликтовым. Неморальные реликты, как известно, не так уж редки в тайге Южной Сибири. Ряд их сравнительно недавно был выявлен Н. С. Водопьяновой (1961) почти по соседству с исследованным нами районом — в расположенном западнее бассейне р. Бирюсы (Тайшетский район Иркутской области).

Перечисленные выше причины, заставившие нас высказать предположение об антропогенном происхождении участка с ландышем, не противоречат представлению о реликтовом его характере. Так, и реликт может встречаться в непосредственной близости к населенному пункту, в лесу, испытывавшем сильное воздействие человека. В ряде случаев влияние человека, нарушающего ценозы, даже способствует распространению реликтов, которые иногда получают массовое развитие именно на вторичных местобитаниях (Сочава, 1947).

Прежде всего бросается в глаза отсутствие каких-либо специфических условий на участке, условий, с которыми можно было бы связать наличие ландыша именно в данной точке. Но, во-первых, не исключено, что нам в силу ограниченности времени просто не удалось выявить специфику участка. А во-вторых, не надо забывать, что *C. keiskei* неплохо растет в Восточном Забайкалье в условиях, довольно близких к тем, в каких она находится в данном местонахождении, во всяком случае, не менее суровых. И, может быть, нет смысла искать какую-либо специфику условий на участке западнее Байкала. Скорее всего, основное значение имеют не современные условия, а история.

В любом случае — окажемся ли мы правы в своем предположении о реликтовом характере приведенного местонахождения ландыша или же это остаток плантации, сохранившейся и расширившей площадь без всякого ухода (что крайне маловероятно), — это местонахождение представляет значительный интерес. Тем более, что речь идет о ценном лекарственном растении.

Чрезвычайно желательно проведение в Зиминском районе специальных исследований и для поиска возможных новых местонахождений ландыша, и для более тщательного изучения приведенного. В особенности важным нам кажется выяснение динамики границ массива ландыша, что возможно только при многолетних наблюдениях.

Приведенное местонахождение ландыша — первое достоверное указание о произрастании *C. keiskei* западнее Восточного Забайкалья — заставляет более внимательно отнестись к процитированным в начале статьи высказываниям ряда авторов и к устным свидетельствам лиц, утверждающих, что они видели ландыш западнее Читинской области, в том числе западнее Байкала.

Сколь ни мало правдоподобным кажется предположение о невыявленности ландыша на территории Бурятской АССР и юга Иркутской области, полностью отбросить его, как мы видим, еще нельзя.

Авторы очень благодарны Е. Г. Обозовой за ценное сообщение и помощь и Н. С. Водопьяновой за проверку и уточнение определений некоторых видов.

ЛИТЕРАТУРА

В о д о п ь я н о в а Н. С. (1961). Флористические находки в южной части Тайшетского района. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. мед.-биол. наук. 9. — Г а м м е р м а н А. Ф. (1967). Курс фармакогнозии. — З о з И. Г., Н. А. Ч е р н ы х. (1961). Сравнительное изучение дальневосточного и восточноевропейского ландышей. Бот. ж., 46, 4. — К р ы л о в а И. Л. (1974). Ландыш майский. Биологическая флора Московской области, 1. — П е т р я е в Е. Д. (1952). Лекарственные растения Забайкалья. —

П о п о в М. Г. (1957, 1959). Флора Средней Сибири, 1 и 2. — Сергпевская Л. П. (1972). *Liliaceae*. Флора Забайкалья, 4. — С о б о л е в с к а я К. А. (1967). *Liliaceae*. Флора Красноярского края, IV и V. — С о ч а в а В. Б. (1947). Позиция некоторых реликтов древней флоры в современных фитоценозах Кавказа. ДАН СССР, VI, 3. — Ф е д ч е н к о Б. А., В. Л. Н е к р а с о в а. (1931). Сем. Лилейные. Флора Забайкалья, 2. — Ч е р е п н и н Л. М. (1959). Флора южной части Красноярского края, 2.

Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО АН СССР

Получено 31 XII 1975.

и
Иркутский научно-исследовательский
институт эпидемиологии и микробиологии
Минздрава РСФСР,
г. Иркутск.

УДК 581.524.4 : 551.482.4 (282.243.7) : 502.7

Хр. Кочев, Д. Йорданов

МАКРОФИТНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПРИДУНАЙСКИХ ВОДОЕМОВ БОЛГАРИИ, ЕЕ ИЗМЕНЕНИЕ ПОД ВЛИЯНИЕМ ЧЕЛОВЕКА И ОХРАНА

CHR. KOCHEV, D. YORDANOV. THE MACROPHYTE VEGETATION
OF THE DANUBE WATERBODIES IN BULGARIA,
ITS CHANGE UNDER THE INFLUENCE OF MAN AND PROTECTION

Приведены данные о распространении макрофитных фитоценозов. Установлен ряд формаций и ассоциаций. Самое широкое распространение имеют фитоценозы с *Phragmites communis*. Отмечены основные изменения растительности под влиянием деятельности человека. Рекомендуются меры для сохранения исчезающих, редких и реликтовых видов растений.

Растительность р. Дуная и расположенных вдоль нее водоемов привлекала внимание многих исследователей. Однако их изученность в экономическом отношении еще недостаточна. В особенности это относится к макрофитам, распространенным в водоемах Болгарии, причем не только вдоль побережья Дуная, но и в пределах всей страны. Первые неполные сведения о прибрежных водоемах появились еще в начале XX в. (Урумов, 1903, 1911; Adamovic, 1909; Петков, 1910, 1911). Они содержали в основном флористические данные. Подобного рода сведения имеются и в некоторых более поздних работах (Бончев, 1929; Ангелов, Ганчев, 1957; Найденов, 1965; Йорданов, Кочев, 1973).

В конце прошлого и начале нашего века водоемов было больше (более 30). Больше была и занимаемая ими площадь (Бончев, 1929). Площадь расположенных вдоль Дуная водоемов, включая заболоченные и заливаемые территории, составляла около 47 000 га. Только открытая площадь водоемов превышала 9000 га. Некоторые из них имели значительные размеры (до 28—30 км²).

В настоящее время количество водоемов уменьшилось. В пределах некоторых низменных территорий вдоль Дуная сохранились болота, озера и заболоченные места, размеры которых, однако, значительно сократились (см. рисунк).

Происхождение водоемов тесно связано с историческим развитием Дуная. Они появились здесь в плейстоцене и голоцене, имели связь с Дунаем в прошлом; в настоящее время она почти везде прервана.

Имеются некоторые данные о температуре и химизме воды водоемов (Найденов, 1965). Температура воды летом в утренние часы — 18—19, в полдень — 25—30°. Такая температура благоприятна для развития водных макрофитов. Содержание кислорода в воде сравнительно низкое — от 4.06 (оз. Сереберна) до 8.12 мг/л (озеро между селами Попина и Гарван).

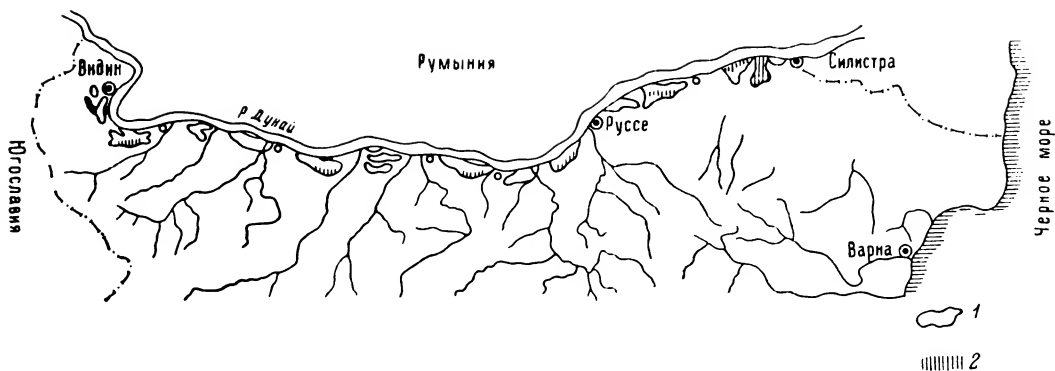


Схема размещения водоемов вдоль реки Дуная

1 — в начале XX века, 2 — в настоящее время.

Реакция воды (рН) нейтральная или слабощелочная. Перманганатная окисляемость сравнительно низкая (5.02 мг О/л — водоем Орсоа, 9.44 мг О/л — водоем Каякуш).

Различаются следующие типы водоемов: а) постоянные (озера, болота, отводные каналы); б) временные (разливы, трясины и заливаемые низменности).

В исследованных районах побережья Дуная болотно-водная растительность распространена довольно широко. Она имеется во всех водоемах. В зависимости от характера водоема наблюдаются различия в расположении, составе и структуре фитоценозов. В болгарской литературе до сих пор не было попыток их классификации. В иностранной, в частности в советской, литературе приводятся некоторые классификации (Таубаев, 1970, и др.).

Исходя прежде всего из биологических особенностей доминирующих видов, их распространения в различных зонах водоемов, рассмотрим болотно-водную растительность на основе приведенной ниже классификации.

І класс ф о р м а ц и й.

Р а с т е н и я п о л н о с т ь ю п о г р у ж е н ы
в в о д н у ю с р е д у

1. Группа формаций погруженных неприкрепленных растений (*Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum verticillatum*). Они имеют ограниченное распространение.

2. Группа формаций погруженных неприкрепленных растений с плавающими листьями (*Lemna polyrrhiza*, *L. minor*, *Salvinia natans*, *Azolla filiculoides*).

Наиболее широкое распространение имеют фитоценозы, в которых доминирует *A. filiculoides*. Они обнаружены в следующих местах: с. Дабован и Мертвое болото Плевенского округа; с. Нова Черна Русенского округа; села Малый Преславец, Попина-Гарван Силистренского округа. Проективное покрытие доминанта 80—90%.

3. Группа формаций погруженных прикрепленных растений с плавающими листьями (*Potamogeton pectinatus*, *P. crispus*, *Nymphaea alba*, *Trapa natans*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Limnanthemum nymphioides*).

ІІ класс ф о р м а ц и й.

Р а с т е н и я н е п о л н о с т ь ю п о г р у ж е н ы
в в о д н у ю с р е д у

1. Группа формаций высоких злаков и разнотравья (*Phragmites communis*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *Schoenoplectus lacustris*).

Формация *Phragmites communis*. Ее фитоценозы наиболее широко распространены. Занимают большую площадь во всех водоемах и играют

основную роль в составе макрофитной растительности Болгарии. Видовой состав фитоценозов довольно бедный. Они образуют 2—3 яруса (реже 1). Наблюдается определенная закономерность в изменении видового состава от глубоководных зон к периферийным (прибрежным). Первые характеризуются весьма бедным составом, вторые богаче видами. Очевидно, здесь важную роль играют эдафические условия. В соответствии с этим у берега изменяется и общее покрытие (70%).

Распространены монодоминантные и полидоминантные фитоценозы. Содоминантами являются как полностью, так и не полностью погруженные виды растений. Установлен ряд ассоциаций: асс. *Phragmites communis*; асс. *Ph. communis* + *Azolla filiculoides*; асс. *Ph. communis* — *Thelipteris palustris*; асс. *Ph. communis* — *Leersia oryzoides*; асс. *Ph. communis* — *Sium latifolium*; асс. *Ph. communis* — *Nymphaea alba*; асс. *Ph. communis* — *Epilobium palustris* и др. Наиболее широкое распространение имеет монодоминантная тростниковая ассоциация, которая придает общий облик растительности водоемов. Средняя высота тростника 4.5—5 (6) м. Он имеет важное хозяйственное значение.

2. Группа формаций низких и средних по высоте злаков и видов разнотравья (*Bolboschoenus maritimus*, *Sparganium ramosum*, *Cyperus longus*, *Stratiotes aloides*, *Glyceria aquatica*). Почти все они образуют фитоценозы на ограниченных площадях (от одного-двух до нескольких гектар).

В настоящее время в растительности водоемов произошли изменения, которые являются результатом деятельности человека.

Основные изменения растительности происходят в нескольких направлениях.

1. Уменьшение распространения макрофитов из-за уменьшения числа и площади водоемов (полное высыхание многих из них, уменьшение площади большинства других).

Деятельность человека затронула всю растительность макрофитов. В прошлом были значительно больше распространены как сообщества с наиболее часто встречающимися доминантными видами, так и сообщества с видами, имеющими весьма ограниченное распространение. Прежде *Trapa*, *natans*, *Nuphar luteum* и другие виды были распространены и в водоемах Джулюница, Батин, в Свиштовском и др. Теперь *T. natans* образует фитоценозы только в Мертвом болоте Беленского района.

2. Изменения качественного состава и структуры растительности. С уменьшением площади некоторых водоемов и прекращением их связи с р. Дунаем ряд видов исчезает (*Nymphaea alba*, *Nuphar luteum*, *Marsilea quadrifolia* и др.).

3. С осушением ряда водоемов (например, Козлодуйское болото), которые были единственными очагами распространения некоторых видов на побережье Дуная, они исчезают (*Potamogeton perfoliatus*, *P. trichoides*, *Stratiotes aloides* и др.).

4. Некоторые редкие виды сохранились лишь в одном или двух местобитаниях (*Stratiotes aloides* и *Trapa natans*).

5. Вследствие изменения условий развития водных фитоценозов (отсутствие постоянного опреснения воды, сильное высыхание водоемов летом и пр.) уменьшается рост и снижается продуктивность макрофитов.

Все более ограничивается распространение мезогигрофитной и гигрофитной растительности, развивающейся рядом с типичной болотно-водной растительностью.

6. Появление новых адвентивных видов (*Azolla caroliniana*, *A. filiculoides* и др.) и их массовое развитие в отдельных местах (водоемы у сел Среберна, Малый Преславец и Загражден).

Водная макрофитная растительность имеет народохозяйственное значение. В особенности важны фитоценозы, образуемые некоторыми наиболее широко распространенными видами (*Phragmites communis*, виды рода *Typha*, *Schoenoplectus lacustris*, *Bolboschoenus maritimus*, *Cyperus longus* и др.). 15—20 лет назад биомасса этих видов почти не использовалась (за исключением местных нужд). В последние годы эти растения, и особенно

тростник, широко используются некоторыми промышленными предприятиями г. Силистра для изготовления различных изделий. Для этой цели заготавливают тростник в водоемах, расположенных вдоль р. Дуная между городами Русе и Силистра. Так, например, в районе Сереберна добывают ежегодно 3000—3500 тонн тростника, в районе Нова Черна — около 1200 тонн, в Брешианском болоте — около 800 тонн и т. д. Однако растительные богатства побережья Дуная используются все еще не полностью.

Для охраны болотно-водных макрофитов побережья Дуная нужны следующие меры: 1) обеспечить сохранность водоемов, в которых находятся редкие водные растения (район с. Остров — *Stratiotes aloides*, с. Малый Преславец — *Nymphaea alba*, с. Орсоя — *Nuphar luteum*); 2) восстановить некоторые водоемы, часть площадей которых в настоящее время заболочена, так что использование их нерентабельно (район сел Сливата—Орсоя, западнее г. Лом); 3) создать новые заповедники для охраны редких и реликтовых видов (например, заповедать Мертвое болото Беленского района для сохранения фитоценозов); 4) восстановить связь единственного водного заповедника Сереберна (вблизи г. Силистра) с Дунаем, что приведет к восстановлению в нем нормальных условий жизни водной растительности.

ЛИТЕРАТУРА

- Ангелов Е., С. Ганчев. (1957). Почвите и растителността в района Гарван—Попина—Сребърна. Научни трудове. Научно-изследователски институт за почвени проучвания «Н. Пушкиров», 3, София. — Бончев Г. (1929). Блатата в България. Списание «Сведения по земеделието», 1, София. — Йорданов Д., Хр. Кочев. (1973). Материали и критични бележки за флората на България. Известия на Ботанически институт, БАН, 24, София. — Найденов В. (1965). Принос към изучаването на копецоподната и бранхиоподната фауна от крайдунавските водоеми в България. Известия на Зоологическия институт с музей, БАН, 19, София. — Петков С. (1910). Българско Дунавско блатно-мочурно крайбрежие. Годишник Българско книжовно дружество, XI, София. — Петков С. (1911). Предварителни изучавания по блатната флора на Дунавското българско крайбрежие. Годишник на Софийския университет, Физико-матем. факултет, 2, София. — Тубаев Т. (1970). Флора и растителност водоемов Средней Азии и их использование в народном хозяйстве. — Урумов И. (1903). Трети принос към българската флора. Сборник за народни умотворения, наука и книжнина, XX, София. — Урумов И. (1911). Единадесети принос към българската флора. Сборник за народни умотворения, наука и книжнина, XXVI, София. — Adamovic L. (1909). Die Vegetationverhältnisse der Balkanländer.

Институт ботаники
Българской Академии наук,
г. София

Получено 15 VII 1975.

УДК «414.22» 58.036 [581.14+581.132] 582.26

М. Д. Божкова, Т. А. Глаголева, Л. А. Филиппова

ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ ПОНИЖЕННОЙ НОЧНОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РОСТ И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ МЕТАБОЛИЗМ УГЛЕРОДА У *CHLORELLA PYRENOIDOSA* CHICK

M. D. BOZHKOVA, T. A. GLAGOLEVA, L. A. FILIPPOVA.
AFTER-EFFECT OF LOW NIGHT TEMPERATURE ON THE GROWTH
AND PHOTOSYNTHETIC METABOLISM OF CARBON IN *CHLORELLA*
PYRENOIDOSA CHICK

Исследовалось последствие двух различных температурных режимов (3 и 22°) в ночные часы на деление клеток, накопление сухого вещества, поглощение углерода в процессе фотосинтеза и его метаболизм у хлореллы. Показано, что наиболее чувствительными к низкой температуре являются фотосинтез и деление клеток. Метаболизм поглощенного при фотосинтезе углерода мало реагирует на этот фактор.

Для широкого использования одноклеточных водорослей с целью получения биомассы необходимо изучение условий, определяющих их продуктивность. Всюду, где выращивание одноклеточных водорослей проводится под открытым небом, одним из факторов, лимитирующих продуктивность этих водорослей, является ночная температура. Влияние температуры на фотосинтез и фотосинтетический метаболизм углерода очень широко освещено в литературе, и мы не будем здесь останавливаться на этом. Что касается последствий температуры на эти процессы, то оно исследовано главным образом на высших растениях и макрофитах. Этот вопрос освещен в обзорах О. А. Семихатовой (1960) и Ларчера (Larcher, 1973).

На одноклеточных водорослях изучение последствий температуры на фотосинтез проводится, в частности, в Болгарской Академии наук. Так, в опытах с родом *Scenedesmus* было показано, что низкая ночная температура (5°) замедляет темп деления клеток у этой водоросли, задерживает их рост (Дилов и др., 1974), а также снижает интенсивность их фотосинтеза (Божкова, Дилов, 1974).

В настоящей работе исследовалось последствие низкой (3°) и умеренной (22°) ночных температур на процессы деления клеток и накопление сухого вещества, а также на поглощение углерода в процессе фотосинтеза и его метаболизм. Объектом исследования служила одноклеточная водоросль *Chlorella pyrenoidosa* Chick.

Методика

Хлореллу выращивали на разбавленной в 4 раза среде Тамийя. На 3-й день роста вечером производили засев водорослей в два стеклянных сосуда цилиндрической формы (диаметр 5, высота 17 см, объем суспензии в сосуде 150 мл). Плотность суспензии в начале опыта была 15 млн клеток на 1 мл. Ежедневно суспензию разбавляли так, чтобы сохранять примерно этот же уровень плотности. Опыт длился 4 суток. На ночь после засева и на все последующие ночи сосуды помещали в темноту в условия разной температуры: «теплый» вариант — около 22°, «холодный» — 3°. В дневное время сосуды освещали в течение 9 час. ртутно-люминесцентной лампой (750 вт на расстоянии 30 см) при температуре 22—24° и через суспензию продували меченую углекислоту (удельная радиоактивность 5 мкюри/л CO₂, концентрация 2%). Общую концентрацию CO₂ в системе контролировали газоанализатором и при снижении ее до 0.3% производили смену газгольдера, с тем чтобы концентрация CO₂ в системе сохранялась в пределах, не ограничивающих интенсивность фотосинтеза.

Пробы для анализов отбирали 2 раза в сутки: утром и вечером. В них определяли число клеток и их сухой вес, количество поглощенного C¹⁴O₂ и включение C¹⁴ в отдельные вещества и фракции. Подсчет числа клеток производился в камере Горяева. Радиоактивность клеток и выделенных из них органических веществ определяли жидкостно-сцинтилляционным методом. В качестве сцинтилляционного растворителя использовали толуол. Подсчет числа распадов радиоактивного углерода производили в приборе Изокап-300. Для определения радиоактивности клеток 0.2 мл суспензии хлореллы наносили на мембранные фильтры (№ 3) и тщательно промывали до полного удаления среды. После фиксации в термостате при 100° фильтры с клетками помещали в сосудики со сцинтилляционной жидкостью. Радиохимический анализ проводили по методике, принятой в лаборатории фотосинтеза Ботанического института АН СССР (Вознесенский, Заленский, Семихатова, 1965). Радиоактивность извлеченных веществ определяли в небольшом количестве раствора (0.2 мл раствора + 2 мл этанола) в сцинтилляторе.

При окончательном подсчете учитывали ежедневное разбавление суспензии. Представленные в таблицах данные показывают рост сухого веса, увеличение числа клеток и изменение их радиоактивности в течение всего опыта в накопительной культуре. В некоторых случаях определяли уве-

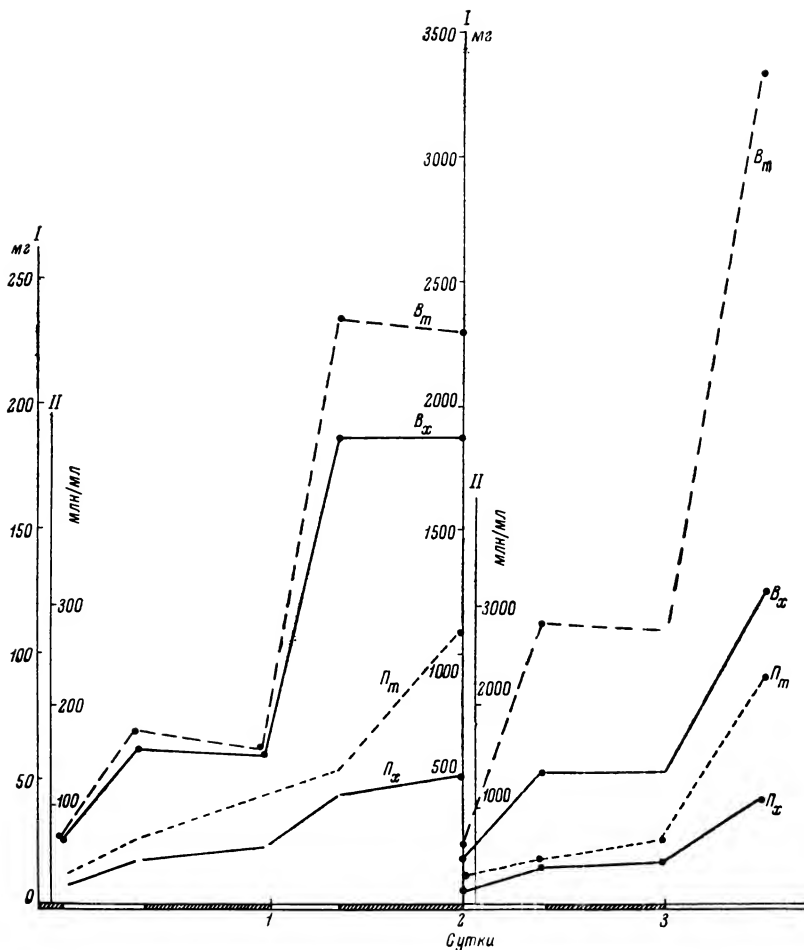


Рис. 1. Изменение плотности и сухого веса суспензии *Chlorella pyrenoidosa* в течение опыта.

На оси абсцисс — время с начала опыта. Темным показаны периоды пребывания клеток в темноте, белым — на свету; на оси ординат I — сухой вес суспензии (в миллиграммах на сосуд), на оси ординат II — плотность суспензии (млн клеток/мл); сухой вес: B_x — холодный вариант, B_m — теплый вариант; плотность: P_x — холодный вариант, P_m — теплый вариант.

Увеличение плотности и сухого веса в начале и в конце опыта показано в разном масштабе (данные 3-го и 4-го дней уменьшены в 10 раз).

личение сухого веса, радиоактивности и количества хлорофилла за день. Всего было проведено 5 опытов. Результаты их аналогичны. В работе приводятся данные одного типичного опыта.

Результаты и их обсуждение

В дневные часы происходит увеличение сухого веса и плотности суспензии (рис. 1). Ночью сухой вес несколько уменьшается за счет дыхания, а число клеток продолжает возрастать. Поскольку опыты проводились на несинхронизированной культуре, увеличение числа клеток наблюдалось как в дневное, так и в ночное время.

Низкая ночная температура задерживает деление клеток, в результате чего утром плотность в теплом варианте всегда выше, чем в холодном (табл. 1).

Эта разница видна уже в самом начале опыта (утро первого дня), после того как суспензия только одну ночь была в условиях разной температуры. Особенно отчетливо торможение деления клеток под влиянием низкой температуры видно при сравнении темпов деления клеток в ночное время. О темпах деления клеток можно судить по величине отношения плотности суспензии утром к плотности суспензии в предшествующий вечер (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1
Увеличение плотности суспензии хлореллы
(число клеток в млн/мл)

День опыта	Варианты							
	холодный				теплый			
	утро	вечер	вечер утро	утро вечер	утро	вечер	вечер утро	утро вечер
1-й	15	41	2.7		30	61	2.0	
2-й	58	113	1.9	1.4	110	132	1.2	1.8
3-й	128	372	2.9	1.1	272	410	1.5	2.0
4-й	425	1030	2.2	1.1	671	2250	3.0	1.6

В дневное время темпы деления клеток (соотношение плотности вечером и утром одного и того же дня) в холодном варианте, как правило, несколько выше, чем в теплом (табл. 1). По-видимому, клетки, не делившиеся ночью, делятся в дневное время. Однако плотность суспензии холодного варианта никогда не достигает уровня теплого.

Увеличение сухого веса происходит также более интенсивно у клеток в теплом варианте (рис. 1, табл. 2). Несмотря на то что потеря сухого веса за счет дыхания в ночное время больше у этих клеток, в дневные часы она легко компенсируется, и прирост сухого веса оказывается на 20—40% выше, чем в холодном варианте (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2
Изменение сухого веса суспензии хлореллы (мг)
в разные дни опыта

День опыта	Варианты						Отношение прироста сухого веса в теплом варианте к приросту в холодном
	холодный			теплый			
	утро	вечер	прирост сухого веса за день	утро	вечер	прирост сухого веса за день	
1-й	26.0	63.0	37.0	26.0	71.0	45.0	1.2
2-й	16.5	48.2	31.7	16.5	63.0	46.5	1.5
3-й	17.8	51.0	33.2	12.5	60.0	47.5	1.4
4-й	7.6	31.5	23.9	9.0	39.6	30.6	1.3

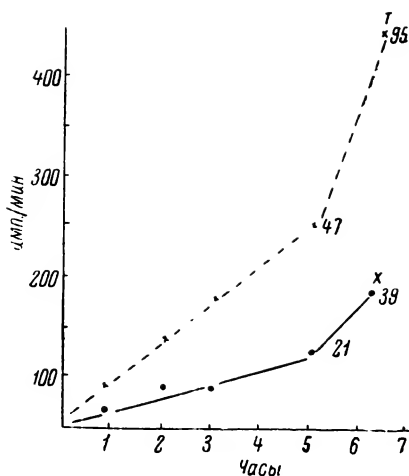
Примечание. Приводимые величины сухого веса в утренние часы характеризуют сухой вес суспензии после разбавления.

Накопление сухого веса, как известно, в основном определяется процессом фотосинтеза. О фотосинтетической деятельности клеток можно судить по увеличению их радиоактивности (табл. 3). Различия между вариантами увеличиваются во времени, и к концу опыта радиоактивность в холодном варианте оказывается примерно в 2 раза ниже, чем в теплом. Это свидетельствует о том, что последствие низкой ночной температуры вызывает торможение фотосинтеза. Для того чтобы выяснить, как долго продолжается ее последствие на фотосинтез, в течение одного дня включение C^{14} исследовалось с более короткими интервалами (рис. 2).¹ Эти определения показали, что ассимиляционная деятельность хлореллы после холодной ночи (3°) в течение всего светового периода ниже, чем в варианте, где ночью температура была около 22°. Однако следует иметь в виду, что превышение радиоактивности в теплом варианте по сравнению с холодным может зависеть от того, что ассимиляционная масса, т. е. вес клеток, также выше в теплом варианте. В связи с этим была рассчитана радиоактивность

¹ В этих опытах радиоактивность определялась на торцовом счетчике.

Рис. 2. Увеличение радиоактивности суспензии *Chlorella pyrenoidosa* в дневные часы.

На оси абсцисс — время после начала введения $C^{14}O_2$, на оси ординат — радиоактивность 1 мл суспензии; X — холодный вариант, T — теплый вариант; цифры 21, 39, 47 и 95 обозначают радиоактивность (имп./мин.) 1 мг сухого веса клеток.



на единицу их сухого веса. Оказалось, что величина радиоактивности единицы сухого веса также выше в клетках теплого варианта; тем самым подтверждается заключение о характере последствия температуры на фотосинтез.

Далее интересно было выяснить, не связано ли воздействие температуры с изменениями фотосинтетического метаболизма углерода. Постановка такого

вопроса казалась вполне уместной в связи с тем, что в литературе имеются данные о влиянии температурных условий выращивания на метаболизм поглощенного углерода у хлореллы (Döhler, 1974).

Данные радиохимического анализа клеток хлореллы показывают (табл. 4), что основное количество C^{14} при всех исследованных экспозициях включается во фракции спирто- и водорастворимых веществ, а также во фракцию полисахаридов. В эту фракцию входят крахмал и гемицеллюлозы, причем метка в крахмале у этого штамма хлореллы составляет большую часть радиоактивности. Эти данные отличаются от результатов кратковременных опытов (Глаголева и др., 1969), в которых показано, что основ-

ТАБЛИЦА 3

Увеличение радиоактивности в суспензии хлореллы
(число распадов — $n \cdot 10^4$ на весь объем суспензии в сосуде)

День опыта	Варианты			
	холодный		теплый	
	утро	вечер	утро	вечер
1-й	0	10	0	13
2-й	10	72	11	77
3-й	71	198	67	266
4-й	141	520	229	1010

ное количество C^{14} включается в спиртовую фракцию. Что же касается белковой фракции, полученной в результате гидролиза 6N HCl, то ее радиоактивность в данном опыте достигала 15% от величины радиоактивности клеток. Общее количество белков составляет около 70% от сухого веса клеток хлореллы. Поскольку процент метки в белках при длительных экспозициях оказался неожиданно низким, решено было более детально проанализировать радиоактивность азотсодержащих соединений в других фракциях, чтобы оценить в них возможное количество белковых примесей. Для этого была проведена хроматография продуктов гидролиза крахмала и гемицеллюлоз и определена радиоактивность аминокислот. Найдено, что радиоактивность аминокислот в крахмальной фракции не превышает 5%, а во фракции гемицеллюлоз — 1% от общей радиоактивности материала; радиоактивность белков в спиртовой фракции составила 5% от общей радиоактивности. Эти примеси не могли существенно изменить картину распределения радиоактивного углерода. Таким образом, отмечено несоответствие между низким процентом радиоактивности в белках (даже при длительных экспозициях в $C^{14}O_2$) и высоким содержа-

нием их в клетках водорослей. Причины такого несоответствия не выяснены и требуют специального исследования. Можно лишь предполагать, что здесь влияет изотопная дискриминация C^{14} по отношению к C^{12} .

ТАБЛИЦА 4

Распределение C^{14} по фракциям органических веществ
(данные о числе распадов на весь объем суспензии в сосуде)

День опыта	Время дня	Варианты	Фракция органических веществ					
			водно-спиртовая		полисахариды		белки	
			$n \cdot 10^6/\text{мин.}$	процент от общей радиоактивности	$n \cdot 10^6/\text{мин.}$	процент от общей радиоактивности	$n \cdot 10^6/\text{мин.}$	процент от общей радиоактивности
1-й	Вечер	Холодный	2.6	19	8.8	66	1.9	15
		Теплый	3.3	21	10.3	67	1.8	12
2-й	Утро	Холодный	3.7	29	7.5	58	1.7	13
		Теплый	4.1	29	8.3	57	2.2	15
	Вечер	Холодный	18.0	25	46.2	65	8.2	11
		Теплый	20.6	25	49.0	59	12.9	16
3-й	Утро	Холодный	17.2	27	40.0	62	7.7	12
		Теплый	18.5	25	45.0	62	10.0	13
	Вечер	Холодный	45.7	29	71.0	58	21.3	13
		Теплый	68.5	25	170.0	63	32.2	12
4-й	Утро	Холодный	43.0	29	108.0	54	25.0	17
		Теплый	67.0	30	130.0	58	29.4	13
	Вечер	Холодный	145.0	23	384.0	62	97.0	16
		Теплый	225.0	21	720.0	66	146.0	13

Данные по кинетике включения C^{14} в разные фракции (табл. 4) показывают, что при общем нарастании радиоактивности отдельных фракций в ходе опыта процентное распределение C^{14} между ними остается довольно постоянным. Этот факт очень интересен и, по-видимому, свидетельствует о том, что уже за первый день фотосинтеза распределение ассимилированного радиоактивного углерода в клетках хлореллы выходит на стационарный уровень. В условиях наших опытов дочерние клетки оказываются аналогичными материнским по распределению вновь ассимилированного углерода среди органических веществ. Таким образом, при длительных экспозициях в несинхронизированной культуре нивелируются те возрастные различия в метаболизме углерода, которые отмечены в синхронной культуре (Stange et al., 1960; Sétlik et al., 1972). Процентное распределение метки между фракциями в разных вариантах опыта одинаково, но абсолютные значения радиоактивности всех фракций в клетках теплого варианта, как правило, превосходят соответствующие значения у клеток холодного варианта.

Поэтому, чтобы ответить на вопрос, существует ли последствие температуры на метаболизм ассимилированного углерода, мы применили еще один способ обработки данных. Были рассчитаны величины прироста радиоактивности в отдельных фракциях за день, отнесенные к увеличению за это же время количества клеток и содержания хлорофилла (табл. 5). Эти величины можно рассматривать как характеристику распределения ассимилированного углерода во вновь образовавшихся (в течение дня) клетках.

Как мы уже отмечали ранее (табл. 2), количество клеток значительно больше в теплом варианте. Содержание хлорофилла также всегда больше в теплом варианте, и к концу опыта оно превосходит соответствующую величину в холодном варианте в 2 раза. Вместе с тем между теплым и холодным вариантами мало различий по включению углерода в новых клетках во вновь образовавшиеся органические вещества, при расчете на единицу хлорофилла и на 100 млн клеток. Это еще раз доказывает, что

ТАБЛИЦА 5

Увеличение радиоактивности во фракциях органических веществ
(число распадов $n \cdot 10^6$ на весь объем суспензии в сосуде)

День опыта	Вариант	Фракция органических веществ					
		водно-спиртовая		полисахариды		белки	
		на 1 мг хлорофилла	на 100 млн клеток	на 1 мг хлорофилла	на 100 млн клеток	на 1 мг хлорофилла	на 100 млн клеток
2-й	Холодный	2.9	25	8.0	74	1.3	11
	Теплый	2.8	39	7.2	102	1.3	18
3-й	Холодный	2.3	13	3.8	21	1.1	6
	Теплый	2.6	16	6.3	37	1.2	7
4-й	Холодный	3.6	17	9.9	47	2.6	12
	Теплый	2.5	12	10.0	48	1.8	8

последствие ночной температуры на метаболизм поглощенного при фотосинтезе углерода мало. Следует оговориться, что, поскольку в данной работе не было проведено более детального исследования изменений радиоактивности веществ водно-спиртовой фракции, этот вывод касается лишь распределения углерода по группам веществ.

Таким образом, при изучении разных показателей, характеризующих накопление биомассы водорослей, установлено, что наиболее чувствительны к пониженной ночной температуре интенсивность фотосинтеза и деления клеток, а метаболизм поглощенного при фотосинтезе углерода мало реагирует на этот фактор.

Сопоставление результатов, полученных в этой работе на хлорелле и ранее на сценедесмусе (Божкова, Дилов, 1974), показывает, что эти одноклеточные водоросли одинаково реагируют на пониженную ночную температуру.

Следовательно, ночная холодная температура задерживает развитие и накопление массы клеток хлореллы и это следует учитывать при выращивании ее в естественных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

- Вознесенский В. Л., О. В. Заленский, О. А. Семихатова. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. — Глаголева Т. А., Е. Л. Муук, Н. А. Иванова. (1969). Влияние ингибиторов фотофосфорилирования на метаболизм углерода C^{14} у хлореллы. Бот. ж., 54, 12. — Семихатова О. А. (1960). Последствие температуры на фотосинтез. Бот. ж., 45, 9. — Божкова М., Хр. Дилов. (1974). Действие и последствие на различии температуры върху растежа, развитието и химическия състав на *Scenedesmus acutus*. Българска академия на науките. Приложна микробиология, 4. — Дилов Хр., М. Рьослер, М. Божкова. (1974). Последствие на третирането с различии температури на тъмно върху растежа и химическия състав на едноклетъчни водоросли. Българска академия на науките. Приложна микробиология, 3. — Döhler G. (1974). Einfluss der Kulturbedingungen auf die photosynthetischen Carboxylierungsreactionen von *Chlorella vulgaris*. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 71, 2. — Larcher W. (1973). Limiting temperatures for life functions. In: Temperature and Life, Berlin. — Šetlik I., E. Berková, J. Doucha, Š. Kubín, J. Vendlová, V. Zachleder. (1972). The coupling of synthetic and reproduction processes in *Scenedesmus quadricauda*. Arch. Hydrobiol., Suppl. 41 (Algological Studies, 7). — Stange L., E. L. Bennett, M. Calvin. (1960). Short-time $C^{14}O_2$ incorporation experiments with synchronously growing *Chlorella* cells. Biochem. Biophys. Acta, 37, 1.

Институт экспериментальной альгологии
Болгарской Академии наук,
София
и
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград.

Получено 29 III 1976.

Г. П. Яковлев

ОБЗОР РОДОВ *ZOLLERNIA* NEES И
LECOINTEA DUCKE (FABACEAE)G. P. YAKOVLEV. SURVEY OF GENERA *ZOLLERNIA* NEES
AND *LECOINTEA* DUCKE (FABACEAE)

Обрабатывая трибу *Swartzieae* (Fabaceae), я просмотрел материалы по двум небольшим южноамериканским родам *Zollernia* Nees и *Lecointea* Ducke (см. рисунок). Ниже предлагается обзор системы для этих родов, написанный в форме конспекта. В связи с тем, что сведения по «географии» таксонов довольно скудны, мне отчасти пришлось следовать морфологической концепции вида.

Оба рода несомненно близки друг другу, чем отчасти и объясняется совмещение данных в одной публикации. Их представители хорошо отличаются от многих бобовых вторично простым листом. Особенности морфологического строя цветка у *Zollernia* и *Lecointea* несколько различны. Цветок видов *Lecointea* эволюционно несколько более продвинул. В целом же и тот, и другой таксоны представляются весьма специализированными членами трибы *Swartzieae*.

1. *Zollernia* Nees¹ in Nova Acta Phys-Med. Acad. Leopold. Carol., Nat. Curios. 13.2, praef. pr.: 13 (1827).

Л е с т о т и п у с: *Z. glabra* (Spreng.) Yakovl. (= *Z. falcata* Nees), избран Кавеном (Cowan, 1959).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ*

1. Прилистники от почти округлых до серповидно-широколанцетных, дл. 0.8—4, шир. 0.5—1.8 см; пластинка листа³ 4—25 см дл., 1.2—7.5 см шир., продолговатая, яйцевидная, узкоэллиптическая, эллиптическая, ланцетная и широколанцетная; отношение ширины к длине 1 : 1.4—3.6; основание пластинки округлое, округло-клиновидное или слегка выемчатое, верхушка заостренная, край несколько внутрь завернутый, цельный; кустарник . . . 1. *Z. splendens*
- + Совокупность особенностей иная 2
2. Прилистники от серповидно-ланцетных до серповидно-линейных, дл. 0.5—2.2, шир. 0.1—0.8 см; пластинка листа ланцетная, широколанцетная, редко узкообратнояйцевидная, иногда несколько асимметричная; дл. 5.2—11, шир. 1.3—5 см; отношение ширины к длине 1 : 2.2—3.3; верхушка листа от тупозаостренной до оттянутой; основание пластинки от округло-клиновидного до узкоклиновидного; край плоский, цельный; кустарник . . . 2. *Z. glabra*
- + Совокупность особенностей иная 3
3. Прилистники от узколинейных, почти шиловидных до слегка серповидно-ланцетных, 0.3—1.5 см дл., 0.05—0.3 см шир.; пластинка листа ланцетная или узкоэллиптическая, часто почти серповидная, 1.6—5.2 см дл., 0.5—1.6 см шир.; отношение ширины к длине 1 : 2.5—3.9; основание пластинки узкоклиновидное; верхушка заостренная; край цельный; дерево? . . . 3. *Z. glaziovii*
- + Совокупность особенностей иная 4
4. Прилистники широколанцетно-серповидные, до 1.5 см дл. и до 0.8 см шир.; пластинка листа широкообратнояйцевидная или про-

¹ Часто авторство рода и одновременно обнаруженных видов приписывается двум авторам: Wied-Neuwied (иногда просто Maximilian) и C. G. Nees von Esenbeck, что неверно, ибо первый в описании таксонов участия не принимал.

² В ключе не упомянут вид из Венесуэлы *Z. grandifolia* Schery, о котором я не располагаю никакими данными.

³ Представители *Zollernia* и *Lecointea* имеют вторично простой лист. Листом у них фактически является единственный передупрощенный листочек сложного листа.

Распространение видов родов
Zollernia Nees и *Lecointea*
Ducke.

1 — *Zollernia splendens* Nees, 2 —
Z. glabra (Spreng.) Yakovl., 3 —
Z. glaziovii Yakovl., 4 — *Z. ilicifolia*
(Brongn.) Yakovl., 5 —
Z. kanakuensis Cowan, 6 — *Z. paraënsis*
Huber, 7 — *Z. latifolia* Benth., 8 — *Lecointea amazonica*
Ducke, 9 — *L. ovalifolia* Macbr.
■ *L. peruviana* Standl. ex Macbr.

долговато-обратной-
цевидная, 5.5—12 см
дл., 3—8.2 см шир.;
отношение ширины
к длине 1 : 1.4—2;
верхушка округлая
или туповатая; осно-
вание пластинки ок-
руглое или округло-
клиновидное; край
пластинки цельный
или несколько вол-
нистый, кустарник?
. 4. *Z. latifolia*

+ Совокупность особен-
ностей иная 5

5. Прилистники от шило-
видных до продолго-
ватых или иногда яйцевидно-серповидных, 0.3—1.3 см дл., 0.05—
0.4 см шир.; пластинка листа продолговато-яйцевидная, продолго-
вато-обратнойцевидная, эллиптическая, продолговато-эллиптичес-
кая или ланцетная, 6—14 см дл., 2.5—5.5 см шир.; отношение ширины
к длине 1 : 1.6—3.5; основание пластинки округло- или широко-
клиновидное; верхушка округлая или тупозаостренная; край
листа, как правило, пильчатый, шиловатый, реже лишь несколько
волнистый; кустарник 5. *Z. ilicifolia*

+ Совокупность признаков иная 6

6. Прилистники раноопадающие; листья обычно несколько асимметрич-
ные; пластинка от широкоэллиптической до эллиптической, почти
округлой или яйцевидной, 4.5—11 см дл., 3—5.5 см шир.; отношение
ширины к длине 1 : 1.3—2; основание пластинки округлое или
округло-клиновидное; верхушка от заостренной до выемчатой;
флаг широкоэллиптический или округлый, шире прочих лепестков,
на очень коротком ноготке, при основании несколько выемчатый,
ноготки остальных лепестков в 3 раза короче пластинки; тычинок
чаще 11 6. *Z. kanakuensis*

+ Особенности иные 7

7. Листья, как правило, не асимметричные, реже асимметричные; пла-
стинка эллиптическая, узкоэллиптическая или продолговатая, 3—
6 см шир., 5—15.2 см дл., отношение ширины к длине 1 : 1.7—3.5;
основание пластинки клиновидное, редко округло-клиновидное
или туповатое, верхушка заостренная, реже тупозаостренная; флаг
эллиптический, по величине и форме почти подобен прочим лепесткам
или обратнойцевидный и несколько шире прочих, ноготок обычно
в 4—5 раз короче отгиба, тычинок обычно 10 7. *Z. paraënsis*



Т у п у s: Habitata in sylvis prov. Rio de Janeiro, Wied-Neuwied (holo — BR?). Изотипом может служить рисунок растения, сопровождающий первоописание.

С п е c и м и н а е x а м и н а т a. Brazil: S. Paulo: Santos, Morro de São Bento, VI 1940, Gehrt, s. n. [SP, herb. n° 42 769] (MG); Rio de Janeiro: Distr. Federal, Ilha do Governador, 1957, Pabst, 4321 (MG); Restinga da Tijuca, Recreio dos Bandeirantes, 4 VIII 1958, Pereira, 4082 (HG); (?) Rio de Janeiro, IV 1875, Glaziou, 9583 (K).

Этот и следующий вид чрезвычайно близки друг другу.

2. *Z. glabra* (Spreng.) Yakovl. comb. nov. — *Krameria glabra* Spreng. in Neue Entdeckung Umfang Pflanzen. 2, 157 (1821). — *Z. falcata* Nees l. c. : 16 (1827). — *Z. discolor* Vog. in Linnaea 11 : 166 (1837). — *Z. mocitayaba* Fr. Allem. ex L. E. Mello in Bull. Mus. Nac. Rio de Janeiro, n. s. Bot. 22 : 4 (1959).

Н е о т у п у s: Brasilia, Sellow, s. n. (holo — LE).

Большая часть гербарной коллекции Шпренгеля погибла или утеряна. В оставшейся небольшой части, сохраняемой в Берлине и Лейдене, образцы *Krameria glabra* отсутствуют. Между тем этот вид и вид, известный под именем *Zollernia falcata* Nees, несомненно идентичны. Это обстоятельство побудило меня предложить, с одной стороны, обнародованную выше новую комбинацию, с другой, избрать неотип взамен утерянного типа *Krameria glabra*.

Известен ряд образцов, которые в силу их морфологических особенностей должны быть отнесены к этому виду. К сожалению, указания относительно места их произрастания весьма скудны, поэтому можно лишь предполагать, что вид обитает в окрестностях Рио-де-Жанейро.

Этот и предыдущий виды чрезвычайно близки друг другу.

С п е c и м и н а е x а м и н а t a. Brazil: [inter Rio de Janeiro et Campos?], Sellow, s. n. (LE) [isotypus — *Z. discolor*]; Herb. Nees ab Esenbeck, v. Neuwied, s. n. [holotypus? — *Z. falcata*] (LE) 1814—1816, Bowie a. Cunningham, s. n. (BM, MO); Schott, s. n. (W, LE); in districto fluminis Januario, in mont. prope Paineiras, 1879, Saldaña et Franklin [R, n° 68 433] [typus — *Zollernia mocitayaba* Fr. Allem.]; Rio de Janeiro, 1881 (1882?), Glazious, 12 605 (LE, K); Rio de Janeiro ad urbem in silvis Sumare, 27 V 1930, Ducke, 23 333 (K); D. F., Restinga de Jacarepaqua, 15 IV 1959, Duarte 4732 (MG); Est. da Guanabara, São Conrado, 7 III 1961, Duarte, 5514 (MG).

3. *Z. glaziovii* Yakovl. sp. nov. — *Z. parvifolia* Taub. ex Glaziou, Bull. Herb. Genev. 5 : 464 (1904), nom nud. — Arbor alta (fide Glaziou), stipulae 0.3—1.5 cm lg., 0.05—0.3 cm lt., folia alterna, subcoriacea, integerrima, lanceolata, oblanceolata vel anguste elliptica, saepe subfalcata, 1.6—5.2 cm lg., 0.5—1.6 cm lt., apice acuta, basi cuneata; inflorescentia principalis terminalis paniculaeformis; alabastra 0.5—0.6 cm lg., corolla rosea, ovarium dense pubescens; legumen ignotum.

Т у п у s: Alto Macahe de Nova Friburgo, Rio de Janeiro, 1891—1892, Glaziou, 19 054 (holo — LE; iso — W, K).

Высокое дерево (согласно Глазиоу), прилистники 0.3—1.5 см дл., 0.05—0.3 см шир., листья очередные, почти кожистые, цельнокрайные, ланцетные, обратноланцетные или узкоэллиптические, 1.6—5.2 см дл., 0.5—1.6 см шир., на верхушке острые, при основании клиновидные; соцветия в основном верхушечные, метелковидные; почки 0.5—0.6 см дл., венчик розовый, завязь густо пушистая; боб неизвестен.

Известен только типовый образец.

4. *Z. latifolia* Benth. in Mart., Fl. Brasil. 15, 2 : 9 (1870).

Т у п у s: Habitat in prov. Alagoas prope Maceio, Gardner, 1408 (K? — non vidi).

Возможно, что к этому виду относится образец: Brazil: Rio de Janeiro (?), 1891—1892, id. (K, LE, W).

Вид очень близок к *Z. splendens*.

5. *Z. ilicifolia* (Brongn.) Vog. in Linnaea 11 : 166 (1837). — *Coquebertia ilicifolia* Brongn. in Ann. Sci. Nat. (Paris) ser. 1, 30 : 111 (1833). — *Zollernia houlletiana* Tul. in Arch. Mus. Hist. Nat. Paris 4 : 190 (1844). — *Z. vogelii* Tul. l. c. : 192 (1844). — *Z. ilicifolia* (Brongn.) Tul. l. c. : 192 (1844). — *Z. securidacifolia* Benth. in Mart., Fl. Brasil. 15, 2 : 9 (1870), syn. nov.
 Т у р у с : не видел (P, PC?).

Вид чрезвычайно варьирует по особенностям прилистников, листьев и величине цветков. В силу этого различные формы нередко описывались как отдельные виды. Однако, по-видимому, все это один довольно широко распространенный вид.

С п е ц и м и н а е х а м и н а т а. Brazil: Sellow, s. n. [? typus — *Z. vogelii* Tul.] (B — погиб, G, LE, F, K, NY, P); S. Brasil, Lobb, s. n. (K) [holotypus — *Z. securidacifolia*]; S. Paulo: Santos, 20 XII 1874, Mosen, 2827 (ST, LE); S. Paulo, nativ. Jard. Bot., 29 X 1933, Handro, s. n. [SP n° 31 163 — MG] (SP, M, MICH); ib. 14 XI 1936, id., s. n. [MG n° 50 462 — MG]; Rio de Janeiro: 1818, Glaziou, 12 604 (LE); non procul ad urbem Tejuco, 1838; Guillemín, Houllét, 106 (G, MJCH) [holotypus — *Z. houlletiana*]; Rio de Janeiro, 1882, id., 13 730 (LE); ib., 1887, id., 15 923 (K, LE); Rio de Janeiro, Ouro-Preto, 1883—1884, id., 14 616 (LE); Parana: Sertão do Indaial, mun. Paranaguá, 30 IX 1962; Hatschbach, 9267 (MG); Rio Copiuvá, mun. Antonina, 6 VII 1967, ib., 16 700 (F, K, NY, MG, MO); Camiñho ao Paraquara, mun. Guaraquecaba, 28 X 1971, id., 27 704 (MG); Panheirinho, mun. Antonina, 25 X 1972, id., 30 555 (MG); Santa Catarina: Mata da Azambuja, Brusque, 30 XII 1949, Klein, 73 (MG); ib., 20 XII 1950, id., 80 (MG); Mata do Hoffmann, 20 XII 1949, id., 85 (MG).

6. *Z. kanukuensis* Cowan in Brittonia 7, 5 : 400 (1952).

Т у р у с : Br. Guiana, Kanuku Mts., Takutu River, III 1938, A. C. Smith, 3144 (holo — NY, iso — LE, MJCH, MO, K, US).

С п е ц и м и н а е х а м и н а т а. Guyana: western extremity of Kanuku Mts., in drainage of Takutu River, dense forest, alt. 300 m, 4—22 III 1938, A. C. Smith, 3144 (NY, LE, MJCH, MO, K, US); ib., id., 3203 (LE, MJCH, MO, K); Kanuku Mts., Wabuwak, X 1948, Wilson-Browne, W. B. 347 (K, NY). Brazil: Terr. of Roraima, Serra da Lua, 2° 25—29'N, 60° 11—14' W, vie. of Dormida, 25 I 1969, Prance, Stevard, Ramos, Farias, 9493 (F, US, K).

7. *Z. paraënsis* Huber in Bol. Mus. Goeldi 6 : 81 (1910). — *Z. ulei* Harms in Notizbl. Bot. Gart. Berlin, 6 : 309 (1915).

Т у р у с : Para, Piaçoi, [Inter Belém et Bragança], 26 X 1907, Rodrigues, [MG n° 8804] (MG, photo — F).

С п е ц и м и н а е х а м и н а т а. Brazil: Topajós River reg., Fordlandia, IX 1931, Krukoff, 1022 (MJCH); Para: Rodovia Belém — Brasília, km 89, 21 IX 1959, Kuhlmann, Jimbo, 260 (SP, MG, MJCH); ib., km 105, 7 VIII 1963, B. A. C. Maquire, Pires, Silva, 56 061 (NY, F, MO); Belém, Hort. do Mus. Paraënsis «Em. Goeldi», 16 VI 1957, Cavalcante, 268 (MG); Morão: Rio Grande, Maracassume River reg., 12 VI 1932, Froes, 1769 (MJCH); Ceara: Baturite, IX 1910, Ule, 9076 (B, погиб; K).

8. *Z. grandifolia* Schery in Fieldiana, Bot. 28, 2 : 270 (1952).

К сожалению, я не располагаю никакими сведениями об этом виде.

И с к л ю ч е н н ы й в и д

Zollernia tango Standley = *Lecointea tango* (Standley) Yakovl.

II. *Lecointea* Ducke in Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro 3 : 128 (1922).

Т у р у с : *L. amazonica* Ducke.

Этот малоизвестный американский тропический род близок к роду *Zollernia* Nees. До настоящего времени было описано 3 вида из Бразилии и Перу. Помимо этих трех видов, к *Lecointea* следует, как показало изучение, отнести еще один вид из рода *Zollernia*, обитающей в Гондурасе.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Листья по краю цельные 2
- + Листья по краю пильчатые или неяснопильчатые 3
2. Деревья 6—8 м выс., листья эллиптические или широкоэллиптические, 4—7 см дл., 1.8—4 см шир., цветки 0.6—0.7 см дл., соцветия голые, 1—5-цветковые 2. *L. ovalifolia*
- + Деревья 6—8 м выс., листья эллиптические, ланцетные или продолговато-эллиптические, иногда несколько асимметричные, 11—18 см дл., 4—7 см шир., цветки 0.8—0.9 см дл., соцветия 2—7-цветковые 3. *L. peruviana*
3. Деревья около 25 м выс., листья ланцетные, продолговатые или продолговато-эллиптические, 1.5—5 см шир., 6—17 см дл. семена 1.5—2 см дл., соцветия голые?; растения Гондураса 4. *L. tango*
- + Деревья около 25 м выс., листья эллиптические или продолговато-эллиптические, 2.2—7 см шир., 4.5—18 см дл., семена 1.8—2.5 см дл.; соцветия опушенные; растения Бразилии и Венесуэлы 1. *L. amazonica*

1. *L. amazonica* Ducke in Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro 3 : 129 (1922).

Lectotypus: Cacãoal prope Obidos (civ. Para), silva ab Amazonum fluvio, 20 I 1916, Le Cointe, 16 012 (lectoholo — MG, lectoiso — K, P).

Specimina examinata. Brazil: Obidos, Cacãoal Imperial, V 1915, Le Cointe, 15 751 (MG); Gurupa, Ducke, 15 985 (MG); Cacãoal prope Obidos, Le Cointe, 16 012 (MG, K, P); ib., 23 VI 1912, Ducke, 11 858 (MG); ib., 25 V 1911, id., 11 817 (MG); São Paulo de Olivença, 1931, id. [Yale n° 20 711] (Y, F); Amazonas. Rio Salimoes, Catalão, 15 IV 1945, Ducke, 1702 (F, NY). Venezuela: Est. Bolivar, rolling forest, between 38 and 42 km S of El Dorado, 25 VII 1960, Steyermark, 86 647 (F); ib., between Rancho Alegre and of Altiplanicie. on trail to Quebrada Cabeza Burro, 5 kms E of Las Chicharras, 47 kms N of Tumeremo, 100—250 m, 12 II 1961, id., 89 313 (MJCH); Terr. Federal Delta Amacuro, Bosque Pluvial, Este de Rio Grande, 1965, Berti, 544 (F).

2. *L. ovalifolia* Macbr. in Field Mus. Publ., Bot. 13, 3, 1 : 220 (1943).

Typus: Peru, San Martin, Juan Jui, Alto Rio Huallaga, (fl.) X 1934, Klug, 3853 (holo — F iso — MO. K).

Известен только типовой образец.

3. *L. peruviana* Standl. ex Macbr. l. c. : 220 (1943).

Typus: Peru, San Martin, Juan Jui, Alto Rio Huallaga, (fl.) IV 1936, Klug, 4284 (holo — F, iso — K, MO).

Известен только типовой образец.

Скорее всего, этот и предыдущий вид идентичны. Во всяком случае они собраны в одном месте и существующие различия могут быть связаны с внутривидовой изменчивостью.

4. *L. tango* (Standley) Yakovl. comb. nov. — *Zollernia tango* Standley in Trop. woods 19 : 6 (1929).

Typus: Honduras, in wet forest, Lancetilla Valley near Tela, Dept. Atlantida, 3 II 1928, Standley, 55 535 (holo — F).

Известно несколько образцов, собранных из одного места. Этот вид чрезвычайно близок к *L. amazonica* и, возможно, должен быть с ним объединен.

ЛИТЕРАТУРА

Cowan R. S. (1959). *Leguminosae of the Western hemisphere. Notes of choices of lectotypes*. Taxon., 8, 2 : 58—60.

Ленинградский
химико-фармацевтический институт.

Получено 14 X 1975.

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 582.583.263

В. М. Андреева

О НЕКОТОРЫХ НОВЫХ
И ПЕРЕСМОТРЕННЫХ РОДАХ ПОРЯДКОВ
CHLOROCOCCALES И *CHLOROSARCINALES*
(*CHLOROPHYTA*)

(Обзор литературы)

V. M. ANDREYEVA. ON SOME NEW AND REVISED GENERA
OF THE *CHLOROCOCCALES* AND THE *CHLOROSARCINALES* (*CHLOROPHYTA*)
(SURVEY OF LITERATURE)

В американской альгологической литературе за последние 20 лет стали систематически появляться работы, содержащие описания новых и ревизию старых родов и видов одноклеточных зеленых, преимущественно почвенных водорослей — одной из наиболее трудных и сравнительно мало изученных групп отдела *Chlorophyta*. В связи с тем, что многие из этих работ были опубликованы в довольно редких изданиях, нам представляется целесообразным собрать воедино имеющиеся в них сведения и сделать их доступными для отечественных альгологов.

Настоящая статья содержит описания 22 новых и заново пересмотренных родов двух порядков: *Chlorococcales* и *Chlorosarcinales*. Давать какую-либо критическую оценку названному порядку не является задачей данной статьи — она преследует чисто информационную цель.

Согласно Херндону (Herndon, 1958a), все одноклеточные и колониальные зеленые водоросли распределяются по трем порядкам: *Volvocales*, *Chlorococcales* и *Chlorosphaerales*. Порядок *Chlorosphaerales* был предложен Херндоном для объединения неподвижных в течение вегетативной фазы жизненного цикла одноклеточных и колониальных зеленых водорослей, которые способны к вегетативному клеточному делению и образуют пакеты или нелитчатые группы клеток.¹ Позднее этот порядок был переименован Грувером и Болдом (Groover, Bold, 1969) в пор. *Chlorosarcinales*. Ими же был уточнен и его родовой состав. Пор. *Chlorococcales*, в понимании Херндона, ограничен одноклеточными и колониальными зелеными водорослями, неподвижными в течение вегетативной фазы жизненного цикла и неспособными к вегетативному клеточному делению.

Работы по пересмотру старых и описанию новых родов зеленых микроскопических водорослей были начаты исследованиями Старра (Starr, 1955). Для разграничения родов сферических водорослей пор. *Chlorococcales*, продуцирующих зооспоры, он использовал три признака: тип зооспоры (с оболочкой или без нее, со жгутиками равной или слегка неравной длины), тип хлоропласта (стенкоположный или центральный, сплошной или рассеченный, один или несколько) и наличие или отсутствие пиреноида (подробнее см.: Андреева, 1972). Позднее эти признаки были приняты и для разграничения родов водорослей из пор. *Chlorosarcinales*.

¹ Характеристика вегетативного клеточного деления и перечисленных здесь порядков даны в нашей предыдущей статье (Андреева, 1972).

Ревизия старых и выделение новых родов были проведены на основе изучения водорослей в культуре. Именно культуральный метод и позволил проследить жизненные циклы водорослей и выявить такие важные родовые признаки, как наличие или отсутствие оболочки у зооспор, одинаковая или неравная длина их жгутиков.

Описания приводимых в статье родов составлены главным образом по оригинальным или пересмотренным диагнозам. Однако в связи с тем, что разными авторами роды описывались с различной подробностью, в целях унификации менее подробные диагнозы были дополнены сведениями, взятыми из видовых описаний.² Тем не менее в описаниях некоторых родов пришлось ограничиться лишь указанием на наличие отдельных, но имеющих важное значение клеточных органелл. К сожалению, часть включенных в статью родов не иллюстрирована рисунками. Обусловлено это тем, что описания входящих в них видов проиллюстрированы только микрофотографиями.

Для каждого порядка составлены таблицы для определения родов в объеме, ограниченном рамками данной статьи.

Пор. *Chlorococcales*³

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ПОР. *CHLOROCOCCALES*

- I. Пиреноиды имеются, от одного до многих.
 1. Хлоропласт один.
 - А. Хлоропласт стенкоположный.
 - а. Зооспоры с оболочкой, при остановке не округляются . . . *Chlorococcum* 1.
 - б. Зооспоры без оболочки, при остановке округляются . . . *Neochloris* 2.
 - Б. Хлоропласт сетчатый, со стенкоположными и пронизывающими полость клетки тяжами.⁴
 - а. Клетки шаровидные во всех возрастах . . . *Spongiochloris* 3.
 - б. Клетки от шаровидных до мешковидных . . . *Ascochloris* 4.
 - В. Хлоропласт губчатый, заполняющий полость клетки, с несколькими лакунами⁴ . . . *Neospongiococcum* 5.
 - Г. Хлоропласт центральный . . . *Trebouxia* 6.
 2. Хлоропласты многочисленные . . . *Planktosphaeria* 7.
- II. Пиреноиды отсутствуют.
 1. Хлоропласт один, сетчатый, со стенкоположными и пронизывающими полость клетки тяжами . . . *Dictyochloris* 8.
 2. Хлоропласты многочисленные.
 - А. Края хлоропластов загнуты в полость клетки . . . *Dictyococcus* 9.
 - Б. Края хлоропластов незагнутые . . . *Bracteacoccus* 10.

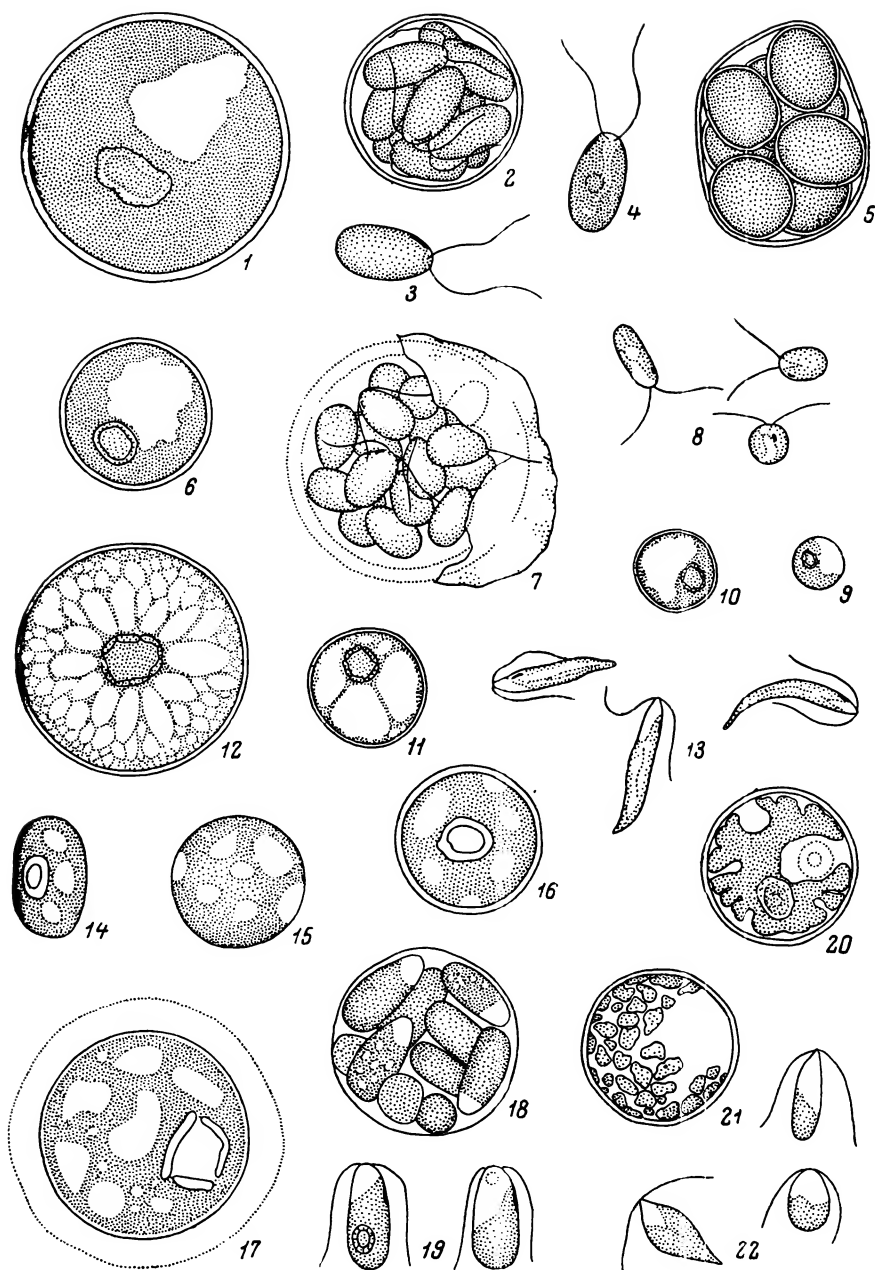
1. Род *Chlorococcum* Menegh. emend. Starr. — Табл. I, 1—5. Meneghini, (1841) 1843 : 24; Starr, 1955 : 16—17.

Клетки одиночные или во временных скоплениях неопределенной формы, от эллипсоидных до шаровидных. Оболочка гладкая, утолщающаяся с возрастом. Хлоропласт один, стенкоположный, шаровидный, тонкий или массивный, с отверстием или без него, сплошной или

² Для большинства рассматриваемых здесь родов не имеется сведений о наличии или отсутствии сократительных вакуолей в вегетативных клетках, и этот признак не играет никакой роли в их распознавании. Поэтому ради единообразия он исключен из диагнозов тех немногих родов, где указывался; ссылка на этот признак дается в примечаниях к соответствующим родам.

³ Приведенные в статье роды не исчерпывают всего объема данного порядка, а составляют лишь небольшую часть всех входящих в него родов.

⁴ Хлоропласт этого типа занимает промежуточное положение между типичными стенкоположным и центральным.



Т а б л и ц а I

1—5 — *Chlorococcum echinozygotum* Starr: 1 — вегетативная клетка (оптическое сечение); 2 — материнская клетка с зооспорами; 3—4 — зооспоры (3 — вид с поверхности, 4 — оптическое сечение). 6—8 — *Neochloris aquatica* Starr: 6 — вегетативная клетка (оптическое сечение); 7 — освобожденные зооспоры; 8 — зооспоры. 9—13 — *Spongiochloris spongiosa* Starr: 9—11 — молодые вегетативные клетки (оптическое сечение); 12 — зрелая вегетативная клетка (оптическое сечение); 13 — зооспоры. 14—19 — *Neospongiococcum alabamense* Deason emend. Deason: 14—17 — вегетативные клетки разного возраста (14, 16, 17 — оптическое сечение, 15 — вид с поверхности); 18 — стадия образования зооспор; 19 — зооспоры (оптическое сечение и вид с поверхности). 20—22 — *Trebouxia* sp.: 20—21 — вегетативная клетка (20 — оптическое сечение, 21 — вид с поверхности); 22 — зооспоры (1—13, 20—22 — по: Starr, 1955; 14—19 — по: Deason, 1959).

рассеченный. Пиреноид один или их несколько. Запасные продукты — крахмал и масло. Зрелые клетки одноядерные или многоядерные. Гипноспоры известны, с шиповатой оболочкой.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем последовательного деления пополам или прогрессивного расщепления содержимого материнской клетки. Зооспоры с двумя жгутиками одинаковой длины, не округляющиеся после прекращения движения. Гаметы морфологически не отличимы от зооспор. Зигоспоры с гладкой или орнаментированной оболочкой.

Лектотип рода. *Chlorococcum infusionum* (Schrank) Menegh. (Silva, Starr, 1953).

Примечание. В отличие от других родов хлорококковых водорослей *Chlorococcum* имеет зооспоры с оболочкой и двумя жгутиками одинаковой длины, вегетативные клетки со стенкоположным хлоропластом и по крайней мере с одним пиреноидом. Вегетативные клетки некоторых видов содержат сократительные вакуоли.

Старр (Starr, 1955) довольно подробно разобрал синонимику рода и дал оценку всем известным в то время видам. С его точки зрения, действительными видами рода *Chlorococcum* следует признать *C. echinozygotum* Starr (1955), *C. hyposporum* Starr (1955), *C. infusionum* (Schrank) Menegh. (Bold, 1930), *C. macrostigmatum* Starr (1953), *C. minutum* Starr (1955), *C. multinucleatum* Starr (1955), *C. oleofaciens* Trainor et Bold (1953), *C. vacuolatum* Starr (1953), *C. wimmeri* Rabenh. (Starr, 1953). К числу сомнительных или подлежащих удалению из рода *Chlorococcum* он отнес *C. africanum* Reinsch, *C. agardhi* Menegh., *C. botryoides* Rabenh., *C. caldariorum* (Magn.) Brunnth., *C. coccoma* Rabenh., *C. crassum* Menegh., *C. endozoicum* Collins, *C. frustulosum* (Carm.) Rabenh., *C. gigas* Grun., *C. glomeratum* (Ag.) Rabenh., *C. grumosum* (Richter) Brunnth., *C. humicola* (Näg.) Rabenh., *C. intumescens* Tereg, *C. lobatum* (Korschik.) Fritsch et John, *C. monas* Menegh., *C. montagnei* (Montag.) Menegh., *C. murorum* Grev., *C. murorum* Montag., *C. natans* Snow, *C. olivaceum* Rabenh., *C. orsini* Menegh., *C. protogenitum* Rabenh., *C. regulare* W. West, *C. sphagni* Dang., *C. sociabile* Brand, *C. umbrium* Rabenh., *C. variabile* (Hansg.) Brunnth., *C. viridis* (Ag.) Brunnth., *C. viscosum* Chod., *C. vitiosum* Printz, *C. vulgare* Grev.

После публикации Старра был описан еще ряд видов данного рода: *C. aplanosporum* Arce et Bold (1958), *C. intermedium* Arce et Bold (1958), *C. perforatum* Arce et Bold (1958), *C. pinguideum* Arce et Bold (1958), *C. punctatum* Arce et Bold (1958), *C. tetrasporum* Arce et Bold (1958), *C. diplobionticum* Herndon (1958), *C. ellipsoideum* Deason et Bold (1960), *C. scabellum* Deason et Bold (1960), *C. diplobionticoideum* Chantanachat et Bold (1962), *C. polymorphum* Bischoff et Bold (1963), *C. starrii* Trainor et Verses (1967).

Большую работу, посвященную роду *Chlorococcum*, недавно опубликовали Арчибалд и Болд (Archibald, Bold, 1970a). В ней содержатся описания новых установленных видов: *C. acidum*, *C. arenosum*, *C. aureum*, *C. citriforme*, *C. croceum*, *C. elkhartiense*, *C. fissum*, *C. isobeliense*, *C. lacustre*, *C. loculatum*, *C. microstigmatum*, *C. novae angliae*, *C. oviforme*, *C. paludosum*, *C. perplexum*, *C. pulchrum*, *C. refringes*, *C. reticulatum*, *C. rugosum*, *C. salsugineum*, *C. sphacosum*, *C. texanum*, *C. typicum*, *C. uliginosum*. В другой работе Арчибалд и Болд (Archibald, Bold, 1970b) перенесли из рода *Chlorococcum* в род *Tetracystis* *C. diplobionticoideum* Chantanachat et Bold и *C. polymorphum* Bischoff et Bold, а в род *Neochloris* — *C. wimmeri* Rabenh.

C. aplanosporum Arce et Bold, *C. intermedium* Arce et Bold, *C. tetrasporum* Arce et Bold, согласно Брауну и Болду (Brown, Bold, 1964), относятся к р. *Tetracystis*.

C. multinucleatum Starr и *C. punctatum* Arce et Bold перенесены Дизоном (Deason, 1971) в род *Neospongiococcum*.

2. Род *Neochloris* Starr. — Табл. I, 6—8.
Starr, 1955 : 87—88.

Клетки одиночные или в неправильных скоплениях, шаровидные во всех возрастах. Оболочка гладкая, иногда окружена слизью, утолщающаяся с возрастом. Хлоропласт один, стенкоположный, шаровидный, с отверстием или без него, или чашевидный, сплошной или лопастной. Пиреноид один или их несколько. Запасный продукт — крахмал, иногда масло. Зрелые клетки одноядерные или многоядерные.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем последовательного деления или прогрессивного расщепления содержимого материнской клетки. Зооспоры с двумя жгутиками одинаковой длины, без оболочки, после прекращения движения принимающие шаровидную форму. Половое размножение не наблюдалось.

Т и п р о д а. *Neochloris aquatica* Starr.

П р и м е ч а н и е. Род *Neochloris* отличается от других шаровидных хлорококковых водорослей комплексом следующих признаков: голыми зооспорами, сразу же округляющимися после остановки, вегетативными клетками со стенкоположным полым хлоропластом и пиреноидом. В вегетативных клетках некоторых видов сохраняются сократительные вакуоли.

В настоящее время род *Neochloris* содержит виды: *N. aquatica* Starr (1955), *N. fusispora* Arce et Bold (1958), *N. minuta* Arce et Bold (1958), *N. pyrenoidosa* Arce et Bold (1958), *N. alveolaris* Bold (1958), *N. gelatinosa* Herndon (1958), *N. terrestris* Herndon (1958), *N. pseudoalveolaris* Deason et Bold (1960), *N. oleoabundans* Chantanachat et Bold (1962), *N. pseudostigmatica* Bischoff et Bold (1963), *N. cohaerens* Groover et Bold (1969), *N. wimmeri* (Rabenh.) Archibald et Bold (1970), *N. conjuncta* Archibald (1973), *N. texensis* Archibald (1973), *N. vigensis* Archibald (1973), *N. bilobata* Vinatzer (1975).

3. Род *Spongiochloris* Starr. — Табл. I, 10—13.

Starr, 1955 : 68.

Клетки одиночные, шаровидные или почти шаровидные во всех возрастах. Оболочка гладкая, иногда утолщающаяся с возрастом. Хлоропласт один, сетчатый, состоящий из стенкоположных и внутренних, пронизывающих полость клетки и соединенных между собой тяжей различной толщины. Пиреноид один или их несколько. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем прогрессивного расщепления протопласта материнской клетки. Зооспоры с двумя жгутиками одинаковой длины, без оболочки, после прекращения движения принимающие шаровидную форму. Половое размножение не наблюдалось.

Т и п р о д а. *Spongiochloris spongiosa* Starr.

П р и м е ч а н и е. От других родов хлорококковых водорослей *Spongiochloris* отличается голыми зооспорами, округляющимися после остановки, с двумя одинаковыми по длине жгутиками, вегетативными клетками с сетчатым хлоропластом и пиреноидами.

Хлоропласт состоит из сети переплетающихся тяжей, которые возникают на периферии клетки. В молодых клетках хлоропласт занимает более или менее постенное положение, с ростом клетки сегменты хлоропласта простираются к центру, образуя сетку, ячейки которой по мере увеличения клетки становятся мельче; со временем количество тяжей и анастомозов между ними увеличивается.

Старр (1955) описал два вида этого рода: *S. spongiosa* и *S. excentrica*. В настоящее время известны еще следующие виды: *S. lamellata* Deason et Bold (1960), *S. incrassata* Chantanachat et Bold (1962), *S. minor* Chantanachat et Bold (1962), *S. gigantea* Bischoff et Bold (1963), *S. llanoensis* Bischoff et Bold (1963), *S. typica* Trainor et McLean (1964).

4. Род *Ascochloris* Bold et MacEntee. — Табл. IV, 1.

Bold a. MacEntee, 1974 : 190—191.

Клетки одиночные, шаровидные до грушевидно-мешковидных. Оболочка тонкая, не утолщающаяся с возрастом. Хлоропласт один, сетчато-

разветвленный, с ветвями, расходящимися радиально от стенкоположной части, содержащей пиреноид. Пиреноид один или их несколько. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры с двумя жгутиками, быстро округляющиеся после прекращения движения. Апланоспоры известны. Половой процесс не наблюдался.

Т и п р о д а. *Ascochloris multinucleata* Bold et MacEntee.

П р и м е ч а н и е. Род очень близок к *Spongiochloris* Starr (1955) и отличается от последнего главным образом мешковидной или грушевидной формой зрелых вегетативных клеток, а от остальных родов хлорококковых водорослей — тем же комплексом признаков, что и *Spongiochloris*.

Водоросль интересна необычайной формой зрелых вегетативных клеток и сложноорганизованным хлоропластом. Стенкоположный в зооспорах хлоропласт (форма его не указывается), в вегетативных клетках имеет сетчатую структуру. Он состоит из части, содержащей пиреноид и занимающей пристенное положение, и многочисленных отходящих от нее радиальных ветвей; с возрастом хлоропласт становится более массивным. К сожалению, в качестве иллюстраций к роду приведены только фотографии живых клеток, которые дают лишь весьма приблизительное представление о строении хлоропласта и остальных внутриклеточных органеллах.

Сведения о запасных продуктах, сократительных вакуолях и соотносительной длине жгутиков у зооспор отсутствуют в родовом и видовом описаниях.

§ Род содержит пока только один вид *A. multinucleata* Bold et MacEntee.

5. Род *Neospongiococcum* Deason. — Табл. I, 14—19.

Deason, 1971 : 19. — *Spongiococcum* Deason, 1959 : 572 р. р.

Клетки одиночные или в скоплениях, сначала эллипсоидные или шаровидные, в зрелости шаровидные, почти шаровидные или грушевидные. Оболочка иногда покрыта слизью; обычно утолщается с возрастом. Хлоропласт один, губчатый, заполняющий полость клетки, с несколькими лакунами. Пиреноид один или их несколько. Запасные продукты — крахмал и масло. Зрелые клетки одноядерные или многоядерные.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем последовательного деления или прогрессивного расщепления содержимого материнской клетки. Зооспоры с двумя жгутиками одинаковой длины, с оболочкой, не округляющиеся после остановки. Половое размножение не наблюдалось.

Т и п р о д а. *Neospongiococcum alabamense* (Deason) Deason.

П р и м е ч а н и е. В отличие от остальных родов хлорококковых водорослей *Neospongiococcum* характеризуется губчатым строением хлоропласта, наличием пиреноида и зооспорами с оболочкой и двумя жгутиками одинаковой длины.

К роду относятся следующие виды: *N. alabamense* (Deason) Deason (1971), *N. cohaerens* Deason (1971), *N. granatum* (Starr) Deason (1971), *N. giganticum* Deason (1971), *N. multinucleatum* (Deason et Bold) Deason (1971), *N. ovatum* Deason (1971), *N. proliferum* Deason (1971), *N. punctatum* (Arce et Bold) Deason (1971), *N. saccatum* Deason (1971), *N. butyrosomum* Deason et Cox (1971), *N. excentricum* Deason et Cox (1971), *N. macropyrenoidosum* Deason et Cox (1971), *N. mobile* Deason et Cox (1971), *N. perforatum* Deason et Cox (1971), *N. vacuolatum* Deason et Cox (1971).

Дизон и Кокс (Deason, Cox, 1971) указали, что ими будет осуществлена еще одна публикация, которая должна содержать описания одноядерных видов с целлюлозными клеточными оболочками и ключ для определения всех видов рода.

6. Род *Trebouxia* Puy. — Табл. I, 20—22.

Puymaly, 1924 : 107—114; Smith, 1933 : 468—469; 1950 : 224; Starr, 1955 : 82—86; Ahmadian, 1960 : 678—679; 1967 : 143.

Клетки одиночные или в неправильных скоплениях, шаровидные, эллипсоидные или грушевидные. Оболочка тонкая, иногда окруженная

слизью. Хлоропласт один, центральный, массивный, с простыми, неветвящимися лопастями. Пиреноид один (редко более), центральный. Запасный продукт — масло. Зрелые клетки одноядерные.

Зооспоры с двумя жгутиками одинаковой длины, без оболочки, после остановки приобретающие шаровидную форму. Апланоспоры известны. Гаметы одинаковой или различной величины.

Примечание. От других родов хлорококковых водорослей с шаровидными клетками *Trebouxia* отличается голыми зооспорами с двумя одинаковыми по длине жгутиками и массивным центральным хлоропластом с одним пиреноидом.

Старр (Starr, 1955) не дал полного обновленного описания рода *Trebouxia*. Он уточнил лишь основные его характеристики. Представленное здесь описание рода составлено с учетом всей процитированной литературы, но по сравнению с описаниями других родов оно является неполным. Весь род нуждается в монографической обработке.

Нам известны пока описания и ссылки на следующие виды: *T. arboricola* Ruym. (Ruymala, 1924; Коршиков, 1953), *T. cladoniae* (Chod.) G. M. Smith (1933, 1950), *T. decolorans* Ahmadjian (1960), *T. erici* Ahmadjian (1960), *T. glomerata* (War n) Ahmadjian (1960), *T. impressa* Ahmadjian (1960), *T. humicola*⁵ (Ahmadjian, 1967). Ахмаджан (Ahmadjian, 1960) в своей статье, содержащей диагнозы приведенных здесь четырех видов, упомянул, что в его диссертации описаны еще 8 видов. К сожалению, это редкое издание осталось для нас недоступным.

7. Род *Planktosphaeria* G. M. Smith. — Табл. II, 1—5.

Smith, 1918 : 626—627; Starr, 1954 : 392—395; 1955 : 93.

Клетки одиночные или в группах, окруженные общей слизью, шаровидные во всех возрастах. Оболочка гладкая, тонкая или толстая и слоистая, покрытая слоем слизи, иногда утолщающаяся с возрастом. Хлоропласты многочисленные, стенкоположные, каждый с пиреноидом. Запасный продукт — крахмал. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры, апланоспоры и автоспоры образуются в результате прогрессивного расщепления содержимого материнской клетки. Зооспоры с двумя жгутиками одинаковой длины, без оболочки, приобретающие шаровидную форму после остановки. Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода. *Planktosphaeria gelatinosa* G. M. Smith.

Примечание. От других шаровидных хлорококковых водорослей род *Planktosphaeria* отличается голыми зооспорами с двумя жгутиками одинаковой длины и многочисленными хлоропластами с пиреноидами.

Предложенное здесь описание рода составлено на основе диагноза типового вида *P. gelatinosa* в редакции Старра (1954), более полного, чем исходный, и диагнозов остальных видов рода.

Согласно Старру (1954), *P. gelatinosa* размножается зооспорами и автоспорами, а виды, установленные Херндоном (Herndon, 19586), Бишоффом и Болдом (Bischoff, Bold, 1963), — зооспорами и апланоспорами. Одинаковы ли по происхождению автоспоры *P. gelatinosa* и апланоспоры других видов или нет, пока неясно. Поэтому в диагнозе рода указываются оба типа неподвижных дочерних клеток.

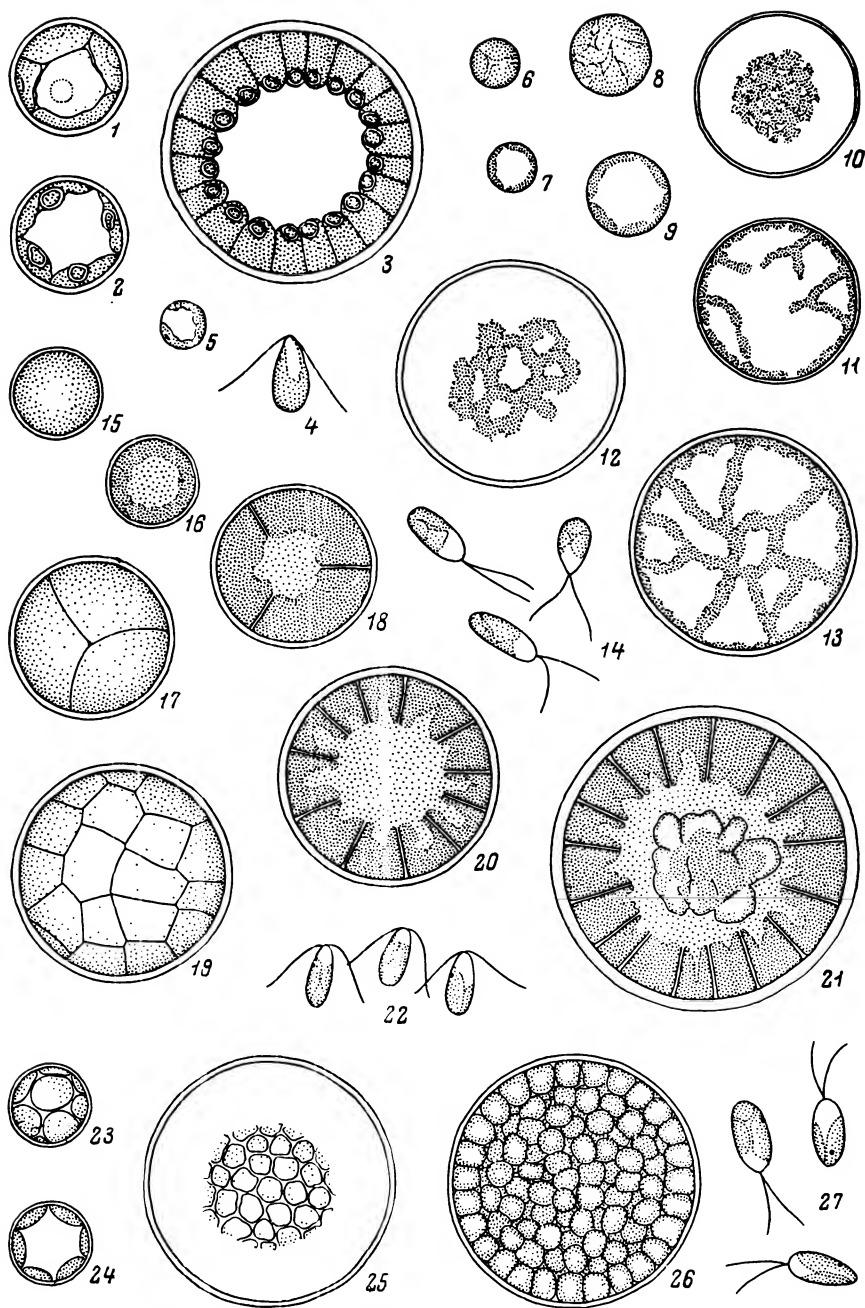
К роду *Planktosphaeria* относятся следующие виды: *P. gelatinosa* G. M. Smith (Smith, 1918; Starr, 1954), *P. paradoxalis* (Miller) Starr (Starr, 1954), *P. botryoides* Herndon (19586), *P. maxima* Bischoff et Bold (1963), *P. texensis* Bischoff et Bold (1963).

8. Род *Dictyochloris* Visch. ex Starr. — Табл. II, 6—14.

Vischer, 1945 : nomen nudum; ⁶ Starr, 1955 : 77—78.

⁵ Автор вида не выяснен.

⁶ Ссылка на Фишера дана по работе Старра (1955).



Т а б л и ц а II

1—5 — *Planktosphaeria gelatinosa* G. M. Smith: 1—2 — вегетативная клетка (1 — вид с поверхности, 2 — оптическое сечение). 3 — старая вегетативная клетка (оптическое сечение); 4 — зооспора; 5 — молодая клетка, недавно образовавшаяся из зооспоры. 6—14 — *Dictyochloris fragrans* Visch. ex Starr: 6—9 — молодые вегетативные клетки (6, 8 — вид с поверхности; 7, 9 — оптическое сечение); 10—13 — зрелые вегетативные клетки (11, 13 — оптическое сечение; 10, 12 — вид с поверхности); 14 — зооспоры. 15—22 — *Dictyococcus varians* Gern. emend. Starr: 15—16 — молодая вегетативная клетка (вид с поверхности и оптическое сечение); 17—21 — вегетативные клетки различных размеров (17, 19 — вид с поверхности; 18, 20, 21 — оптическое сечение); 22 — зооспоры. 23—27 — *Bracteacoccus minor* (Chod.) Petrova: 23—26 — вегетативные клетки разного возраста (23, 25 — вид с поверхности; 24, 26 — оптическое сечение); 27 — зооспоры (по: Starr, 1955).

Клетки одиночные, шаровидные во всех возрастах. Оболочка гладкая, с возрастом заметно не утолщающаяся. Хлоропласт один, сетчатый, состоящий из переплетающихся тяжей, во взрослых клетках — стенкоположных и внутренних. Пиреноид отсутствует. Запасные продукты — крахмал, иногда в небольших количествах масло. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем прогрессивного расщепления протопласта материнской клетки. Зооспоры с двумя жгутиками слегка неравной длины, без оболочки, округляющиеся при остановке. Половое размножение не наблюдалось.

Т и п р о д а. *Dictyochloris fragrans* Visch. ex Starr.

П р и м е ч а н и е. От остальных родов хлорококковых водорослей *Dictyochloris* отличается голыми зооспорами с двумя жгутиками слегка неравной величины, сетчатым хлоропластом и отсутствием пиреноида.

Старр (1955) обращает внимание на то, что хлоропласт *Dictyochloris* варьирует в зависимости от возраста клетки. В совсем молодых клетках он имеет вид более или менее рассеченной сферы, в более зрелых — приобретает структуру грубой сети, состоящей из почти отдельных хлоропластов, занимающих пристенное положение. Во взрослых клетках хлоропласт состоит из сетчатой стенкоположной части, от которой к центру клетки идут тяжи; они анастомозируют друг с другом и образуют внутреннюю сеть.

Известен только один вид *D. fragrans* Visch. ex Starr (Starr, 1955).

9. Род *Dictyococcus* Gern. emend. Starr. — Табл. II, 15—22.

Gerneck, 1907 : 231—232; Starr, 1955 : 55—56.

Клетки одиночные, шаровидные во всех возрастах. Оболочка гладкая, утолщающаяся с возрастом. Протопласт клетки состоит из нескольких сегментов, разделенных плазматическими мембранами; число сегментов увеличивается с величиной клетки. Каждый сегмент с одним полигональным хлоропластом, имеющим загнутые в полость клетки края и с внутренней стороны несущим различное число центростремительно направленных выростов; в молодых клетках хлоропласты стенкоположные, в зрелых — стенкоположные и внутренние. Пиреноид отсутствует. Запасный продукт — крахмал, иногда масло. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры с двумя жгутиками одинаковой длины, без оболочки, округляющиеся после прекращения движения. Апланоспоры известны. Половое размножение не наблюдалось.

Т и п р о д а. *Dictyococcus varians* Gern. emend. Starr.

П р и м е ч а н и е. *Dictyococcus* от остальных родов хлорококковых водорослей отличается типом зооспор, вегетативными клетками, которые во взрослом состоянии имеют многочисленные хлоропласты с краями, загнутыми в полость клетки, и отсутствием пиреноидов.

Старр (1955) подчеркивает, что самой яркой особенностью рода является хлоропласт зрелых клеток. В маленьких молодых клетках он представляет собой полую сферу, охватывающую изнутри всю клетку; внутренние выросты у него еще отсутствуют или только намечаются. С ростом клетки в хлоропласте появляются щели, причем первая из них делит его примерно на две равные части. Постепенно число щелей увеличивается и, наконец, хлоропласт оказывается разделенным на многочисленные отдельные пластинки с загнутыми внутрь краями, иногда снабженные с внутренней стороны также выростами. Старр не уточнил способа деления материнской клетки при образовании зооспор и апланоспор.

Старр оставил в роде только один вид *D. varians*. Рейзигль (Reisigl, 1969) описал еще один вид, который назвал *D. fusisporus*. Однако эта водоросль образует зооспоры, одетые оболочкой. Поэтому в примечании Рейзигль отметил, что если типу зооспор придавать то значение, которое приписывает ему Старр (1955), то данную водоросль следует выделить в самостоятельный род.

10. Род *Bracteacoccus* Tereg. — Табл. II, 23—27.

Tereg, 1923 : 191—192; Starr, 1955 : 61—66.

Клетки одиночные или реже в скоплениях, шаровидные во всех возрастах. Оболочка гладкая, тонкая, утолщающаяся с возрастом. Хлоропласты многочисленные, стенкоположные, иногда и внутренние, обычно тонкие, с незагнутыми краями. Пиреноид отсутствует. Запасные продукты — крахмал и масло. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем прогрессивного расщепления протопласта материнской клетки. Зооспоры с двумя жгутиками слегка неравной длины, без оболочки, округляющиеся после прекращения движения. Половое размножение не наблюдалось.

Т и п р о д а. *Bracteacoccus aggregatus* Tereg.

П р и м е ч а н и е. От остальных родов хлорококковых водорослей *Bracteacoccus* отличается голыми зооспорами с двумя различными по длине жгутиками, многочисленными пластинчатыми хлоропластами и отсутствием пиреноидов.

Помещенное здесь описание рода составлено по диагнозу Тереха (Tereg, 1923) и дополнениям, сделанным к нему Старром (1955).

По Старру (1955), к данному роду следует относить *B. aggregatus* Tereg, *B. anomalus* (James) Starr, *B. cinnabarinus* (Kol et F. Chod.) Starr, *B. engadinensis* (Kol et F. Chod.) Starr, *B. gametifer* (Chod.) Starr, *B. gerneckii* (Wille) Starr, *B. helveticus* (Kol et F. Chod.) Starr, *B. irregularis* (B.-Peters.) Starr, *B. minor* (Chod.) Petrova, *B. terrestris* (Kol et F. Chod.) Starr. Бишофф и Болд (Bischoff, Bold, 1963) описали еще 6 новых видов: *B. aerius*, *B. cohaerens*, *B. giganteus*, *B. grandis*, *B. medionucleatus*, *B. pseudominor*.

Пор. *Chlorosarcinales*⁷

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ПОР. *CHLOROSARCINALES*

I. Пиреноиды имеются, один или их несколько.

1. Хлоропласт стенкоположный.

А. Клетки собраны в пакеты.

а. Зооспоры без оболочки, при остановке округляются

Chlorosarcinopsis 1.

б. Зооспоры с оболочкой, при остановке не округляются

Fasciculochloris 2.

Б. Клетки собраны в диады, тетрады или более сложные комплексы, состоящие из тетрад.

а. Зооспоры без оболочки, при остановке округляются.

α. Зооспоры с двумя жгутиками *Pseudotetracystis* 3.

β. Зооспоры с четырьмя жгутиками *Ignatius* 4.

б. Зооспоры с оболочкой, при остановке не округляются.

α. Зооспоры с двумя жгутиками равной длины

Tetracystis 5.

β. Зооспоры с двумя жгутиками неравной длины

Heterotetracystis 6.

2. Хлоропласт сетчатый, со стенкоположными и пронизывающими полость клетки тяжами⁸ *Chlorosphaeropsis* 7.

3. Хлоропласт губчатый, заполняющий полость клетки, с несколькими лакунами⁸ *Spongiococcum* 8.

4. Хлоропласт центральный.

А. Хлоропласт несимметричный *Axilosphaera* 9.

Б. Хлоропласт симметричный (звездчатый) . . *Borodinellopsis* 10.

⁷ Грувер и Болд (Groover, Bold, 1969) предположительно, без изучения водорослей, отнесли к данному порядку, кроме приведенных здесь родов, также *Apicoccus* Korschik., *Borodinella* Mill., *Chloroplana* Hollerb., *Fernandinella* Chod. (эти роды широко известны, их описания можно найти в определителе протококковых водорослей А. А. Коршикова, 1953) и *Planophila* Gern. (Gernesk, 1907).

⁸ Хлоропласт этого типа занимает промежуточное положение между типичными стенкоположным и центральным.

II. Пиреноиды отсутствуют.

1. Клетки собраны в пакеты *Chlorosarcina* 11.
2. Клетки собраны в тетрады или более сложные комплексы, состоящие из тетрад *Friedmannia* 12.

1. Род *Chlorosarcinopsis* Herndon. — Табл. III, 1—9.
Herndon, 1958a : 298.

Клетки одиночные, в пакетах, иногда в скоплениях, имеющих псевдонитчатую конфигурацию; одиночные клетки шаровидные, в пакетах угловатые. Оболочка гладкая, окруженная слизью или без нее, иногда утолщающаяся с возрастом. Хлоропласт один, стенкоположный, шаровидный с отверстием или без него, чашевидный со сплошным или лопастным краем. Пиреноид один или их несколько. Запасные продукты — крахмал и масло. Зрелые клетки одноядерные. Акинеты известны.

Вегетативное клеточное деление с образованием пакетов. Зооспоры образуются путем последовательного деления содержимого материнской клетки, с двумя жгутиками одинаковой длины, без оболочки, округляются после прекращения движения. Гаметы сходны с зооспорами; известны зигоспоры, претерпевающие вегетативное клеточное деление.

Т и п р о д а. *Chlorosarcinopsis minor* (Gern.) Herndon.

П р и м е ч а н и е. От остальных хлоросарциновых водорослей данный род отличается комплексом признаков, а именно: образованием пакетов, которые иногда называют сарциноподобными, стенкоположным хлоропластом, наличием пиреноида, зооспорами с двумя жгутиками одинаковой длины, лишенными оболочки и округляющимися после остановки.

Название «*Chlorosarcinopsis*» Херндон (1958a) предложил для водорослей, которые ранее относились к роду *Chlorosphaera* в модификации Фишера (Vischer, 1933), так как последнее название было уже использовано для обозначения другой группы организмов. Херндон также уточнил характеристику рода в соответствии с родовыми критериями Старра (1955).

Из шести видов, относимых Фишером (1933) к роду *Chlorosphaera*, Херндон приводит только описание одного вида *Chlorosarcinopsis minor* и описывает еще один новый вид *C. dissociata*. В настоящее время, кроме двух названных, известны также следующие виды: *C. aggregata* Arce et Bold (1958), *C. eremi* Chantanachat et Bold (1962), *C. gelatinosa* Chantanachat et Bold (1962), *C. negevensis* Friedmann et Ocampo-Paus (1965), *C. variabilis* Trainor et Hilton (1966), *C. arenicola* Groover et Bold (1969), *C. auxotrophica* Groover et Bold (1969), *C. bastropiensis* Groover et Bold (1969), *C. communis* Groover et Bold (1969), *C. deficiens* Groover et Bold (1969), *C. minuta* Groover et Bold (1969), *C. pseudominor* Groover et Bold (1969), *C. sempervirens* Groover et Bold (1969), *C. halophila* Guillard, Bold et MacEntee (1975).

2. Род *Fasciculochloris* McLean et Trainor.

McLean a. Trainor, 1965 : 145.

Клетки одиночные или в пакетах (в них от четырех до многих клеток); одиночные клетки сначала удлиненные, яйцевидные, затем шаровидные. Оболочка с возрастом заметно не утолщающаяся, иногда ослизняющаяся. Хлоропласт один, стенкоположный, чашевидный. Пиреноид один. Запасные продукты — крахмал и масло. Зрелые клетки одноядерные.

Вегетативное клеточное деление с образованием клеточных пакетов. Зооспоры с двумя жгутиками неравной длины, с оболочкой, неокругляющиеся после прекращения движения. Половое размножение не наблюдалось.

Т и п р о д а. *Fasciculochloris boldii* McLean et Trainor.

П р и м е ч а н и е. *Fasciculochloris* отличается от рода *Heterotetracystis* пакетобразным расположением клеток, образующихся в процессе вегетативного клеточного деления. От остальных родов водорослей с вегетативным типом клеточного деления данный род отличается следующим

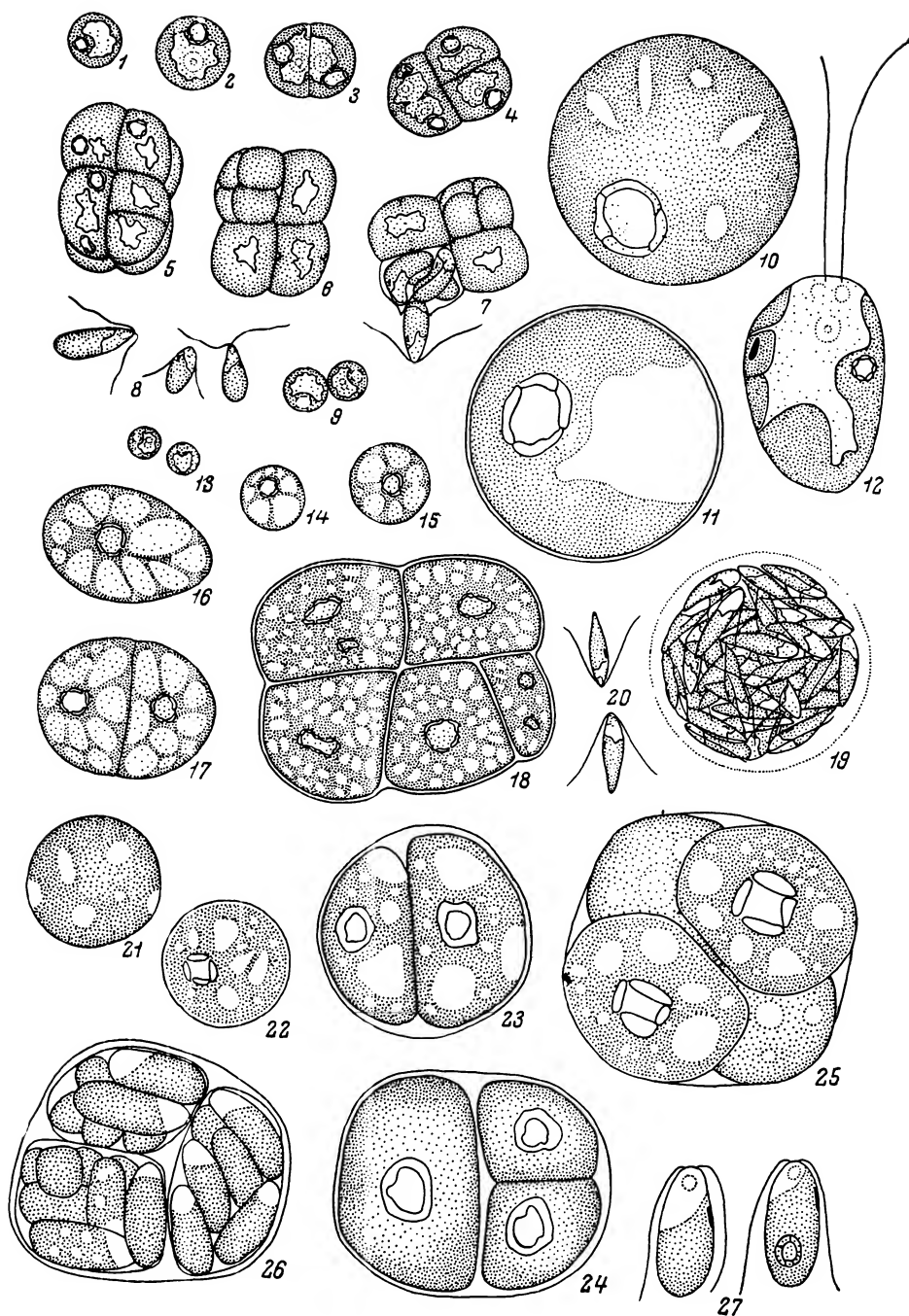


Таблица III

1—9 — *Chlorosarcinopsis minor* (Gern.) Herndon: 1—2 — одиночные вегетативные клетки (оптическое сечение); 3—5 — пакеты клеток на различных стадиях вегетативного деления; 6—7 — образование и освобождение зооспор; 8 — зооспоры; 9 — молодые клетки, недавно образовавшиеся из зооспор. 10—12 — *Heterotetracystis* sp.: 10—11 — вегетативная клетка (вид с поверхности и оптическое сечение); 12 — зооспора. 13—20 — *Chlorosphaeropsis alveolata* Herndon: 13—15 — молодые клетки на разных стадиях развития (оптическое сечение); 16 — зрелая вегетативная клетка (оптическое сечение); 17—18 — пакеты клеток на различных стадиях вегетативного деления; 19—20 — зооспоры. 21—27 — *Spongiococcum tetrasporum* Deason emend. Deason: 21—22 — вегетативная клетка (вид с поверхности и оптическое сечение); 23—25 — разные стадии вегетативного деления; 26 — образование зооспор; 27 — зооспоры (1—9, 13—20 — по: Herndon, 1958a; 10—12 — по: Cox, Deason, 1968; 21—27 — по: Deason, 1959).

комплексом признаков: одетыми оболочками и неокругляющимися после остановки зооспорами с двумя жгутиками неодинаковой длины, стенкоположным хлоропластом и пиреноидом.

Характеристика типа клеточного деления при образовании зооспор в диагнозах рода и вида отсутствует.

Описан только один вид рода *F. boldii* McLean et Trainor.

3. Род *Pseudotetracystis* Arneson.

Arneson, 1973 : 11.

Клетки одиночные, в диадах, плоских или тетраэдрических тетрадах, часто соединенных в неправильные комплексы; одиночные клетки шаровидные. Хлоропласт один, стенкоположный. Пиреноид обычно один, отчетливый.

Вегетативное клеточное деление с образованием диад, тетрад и более сложных комплексов дочерних клеток. Зооспоры с двумя жгутиками одинаковой длины, без оболочки, округляющиеся после остановки. Половой процесс — изогамия.

Тип рода. *Pseudotetracystis terrestris* Arneson.

Примечание. *Pseudotetracystis* наиболее близок к роду *Tetracystis*, но отличается от него голыми зооспорами. По строению вегетативных клеток и зооспор род похож на *Chlorosarcinopsis*, но у *Pseudotetracystis* в ходе вегетативного клеточного деления образуются не сарциноподобные пакеты, а диады, тетрады или более сложные комплексы неправильной конфигурации. От прочих родов пор. *Chlorosarcinales* *Pseudotetracystis* отличается следующими тремя признаками: стенкоположным хлоропластом, пиреноидом и голыми зооспорами с двумя жгутиками одинаковой длины.

В приведенный диагноз рода не включены сведения о форме хлоропласта, числе ядер, запасных продуктах и способе клеточного деления при образовании подвижных репродуктивных клеток, так как они отсутствуют в исходном описании. Известно только из видового диагноза, что пиреноид окружен многочисленными мелкими зернами крахмала, а зооспоры имеют одно ядро.

Автор рода выделяет одну особенность водоросли — подвижные дочерние клетки могут функционировать как зооспоры и как гаметы. Во втором случае после слияния гамет образуется зигота, которая прорастает, минуя стадию покоя.

Описанный род содержит лишь один вид *P. terrestris* Arneson.

4. Род *Ignatius* Bold et MacEntee. — Табл. IV, 5.

Bold a. MacEntee, 1974 : 192—193.

Клетки одиночные или в тетрадах, октадах и более многоклеточных комплексах; шаровидные до яйцевидно-мешковидных. Оболочка тонкая, не утолщающаяся с возрастом. Хлоропласт один, стенкоположный, перфорированный или рассеченный, в зрелых клетках массивный, заполняющий почти всю клеточную полость. Пиреноид один или их несколько, в окружении многочисленных крахмальных зерен. Ядро одно, крупное, центральное.

Вегетативное клеточное деление с образованием тетрад или октад дочерних клеток. Зооспоры с четырьмя жгутиками, без оболочки, при остановке приобретающие шаровидную форму. Апланоспоры известны. Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода. *Ignatius tetrasporus* Bold et MacEntee.

Примечание. Авторы рода отмечают, что *Ignatius* отличается от рода *Chlorosphaeropsis* и от многих родов данного порядка четырехжгутиковыми зооспорами с четырьмя сократительными вакуолями, перфорированным хлоропластом, занимающим пристенное положение.

В более подробном, предшествующем диагнозу описании рода авторы обращают внимание читателя на ряд интересных фактов. Мешковидная форма типична для клеток более зрелого возраста и более старых культур,

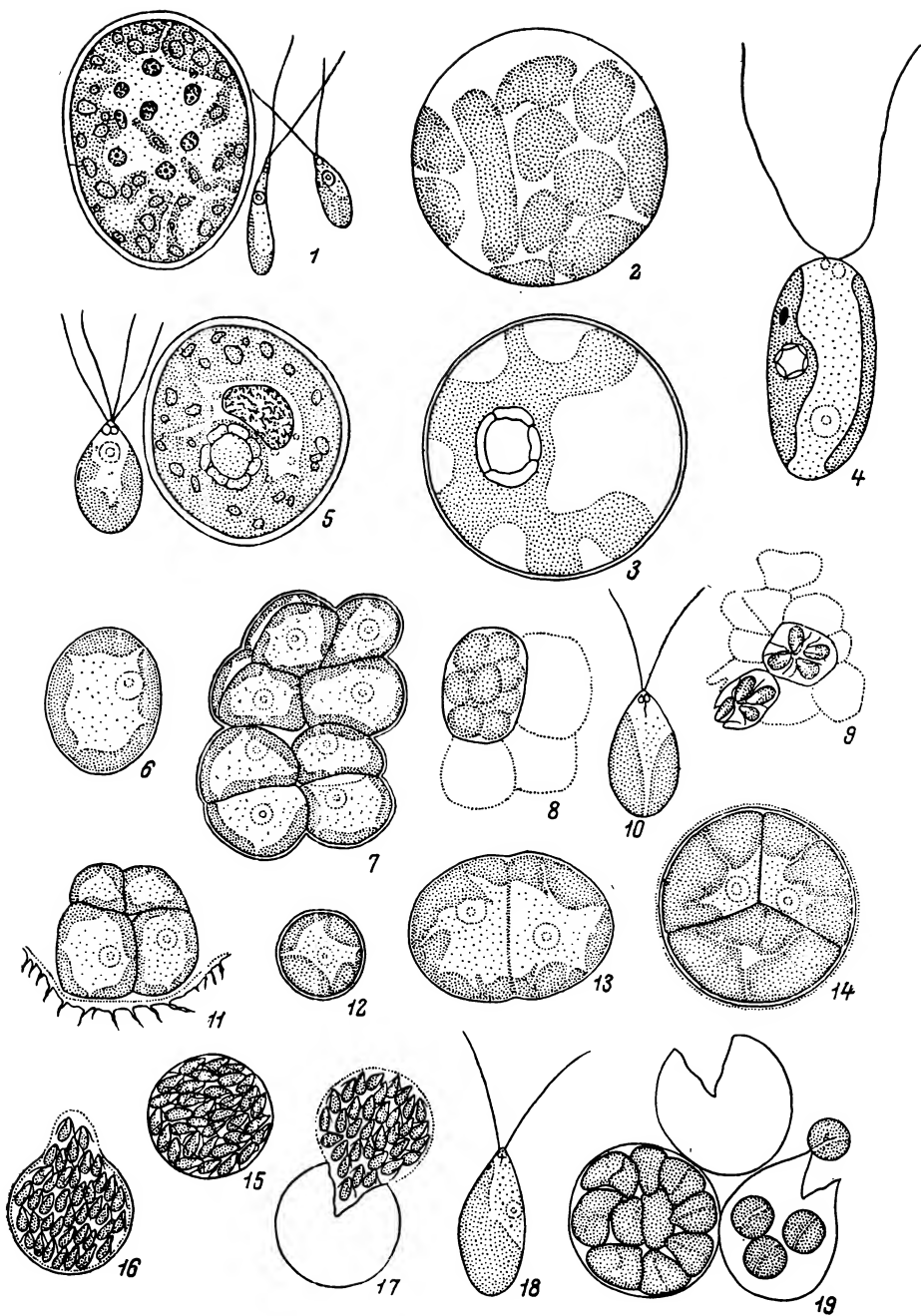


Таблица IV

1 — *Ascochloris multinucleata* Bold et MacEntee: фиксированная и окрашенная вегетативная клетка (цитологический срез) и зооспора. 2—4 — *Axilosphaera vegetata* Cox et Deason: 2—3 — вегетативная клетка (вид с поверхности и оптическое сечение); 4 — зооспора. 5 — *Ignatius tetrasporus* Bold et MacEntee: фиксированная и окрашенная вегетативная клетка (цитологический срез) и зооспора. 6—11 — *Chlorosarcina longispinosa* Chantanachet et Bold: 6 — молодая клетка; 7 — пакет клеток, возникший в результате вегетативного деления; 8 — образование зооспор; 9 — зооспорангии; 10 — зооспора; 11 — часть разорванной оболочки акинеты и пакет из четырех клеток. 12—19 — *Friedmannia israeliensis* Chantanachet et Bold: 12 — молодая клетка; 13 — вегетативное клеточное деление; 14 — тетраэдрическая тетрада (четвертая клетка не видна); 15 — зооспорангий; 16—17 — освобождение зооспор; 18 — зооспора; 19 — апланоспоры и их освобождение (1,5 — по: Bold, MacEntee, 1974; 2—4 — по: Cox, Deason, 1968; 6—19 — по: Chantanachet, Bold, 1962).

шаровидная — для молодых клеток из молодых культур. На оболочке клеток в стационарную фазу роста культуры могут возникать однополярные утолщения. Вегетативное клеточное деление может происходить как в молодых шаровидных клетках, так и в более зрелых мешковидных. При делении первых образуются комплексы дочерних клеток, по своему виду напоминающие водоросли родов *Tetracystis* или *Heterotetracystis*. По мере роста дочерних клеток комплексы могут распадаться на тетрады, октады или более многоклеточные группы, вокруг которых иногда видны остатки родительской оболочки. Продукты вегетативного клеточного деления обычно приобретают мешковидную форму по достижении зрелости. Зооспоры образуются в одиночных клетках и в клетках, объединенных в комплексы. В некрупных клетках возникают 4—8 зооспор, в более крупных мешковидных клетках число зооспор больше, но оно не указывается. Возможна задержка зооспор в оболочке материнской клетки, в этом случае они теряют подвижность и превращаются в апланоспоры.

В работе отсутствует характеристика типа клеточного деления при образовании зооспор.

Пока описан только один вид *I. tetrasprus* Bold et MacEntee.

5. Род *Tetracystis* Brown et Bold.

Brown a. Bold, 1964 : 13.

Клетки одиночные или в диадах, тетрадах, октадах и более сложных комплексах; одиночные клетки сначала эллипсоидные или яйцевидные, затем шаровидные, в комплексах угловатые. Оболочка при старении часто утолщающаяся, иногда значительно и не всегда равномерно. Хлоропласт один, стенкоположный, тонкий или чаще массивный, сплошной, рассеченный или лопастной. Пиреноид один. Запасный продукт — крахмал.

Вегетативное деление материнской клетки на 2—8 дочерних. Зооспоры с двумя жгутиками одинаковой длины, с оболочкой, неокругляющиеся после прекращения движения. Апланоспоры известны. Половой процесс, если имеется, изогамный.

Т и п р о д а. *Tetracystis aerea* Brown et Bold.

П р и м е ч а н и е. В отличие от других родов пор. *Chlorosarcinales* род *Tetracystis* обладает следующим комплексом основных признаков: стенкоположным хлоропластом с пиреноидом, зооспорами с двумя жгутиками одинаковой длины и оболочкой, сохраняющей форму зооспор после их остановки.

Для данного рода наиболее характерными клеточными комплексами, образующимися в ходе вегетативного деления, являются тетраэдрическая тетрада (в одной плоскости лежат только 3 клетки из четырех), реже диада, изобилатеральная тетрада (все 4 клетки лежат в одной плоскости) или октада. Иногда образуются более сложные комплексы, но число клеток в них всегда кратно двум или четырем.

Образование зооспор может происходить в клетках всех возрастов, как в одиночных, так и соединенных в тетрады. В одноядерных вегетативных клетках многих видов сохраняются сократительные вакуоли.

Из описания рода и видов не совсем ясны сведения о количестве ядер в зрелых вегетативных клетках, поэтому они и не включены в диагноз рода. То же самое можно сказать и о типе клеточного деления при образовании зооспор и апланоспор, только у некоторых видов оно названо последовательным.

Род *Tetracystis*, согласно Брауну и Болду (Brown a. Bold, 1964), включает следующие виды: *T. aerea* Brown et Bold, *T. aggregata* Brown et Bold, *T. dissociata* Brown et Bold, *T. excentrica* Brown et Bold, *T. illinoisensis* Brown et Bold, *T. isobilateralis* Brown et Bold, *T. pampae* Brown et Bold, *T. pulchra* Brown et Bold, *T. texensis* Brown et Bold, *T. aplanosporum* (Arce et Bold) Brown et Bold, *T. intermedium* (Deason et Bold) Brown et Bold, *T. tetrasporum* (Arce et Bold) Brown et Bold. Арчибалд и Болд

(Archibald, Bold, 1970b) перенесли в этот род два вида водорослей из рода *Chlorococcum* — *T. polymorphum* (Bischoff et Bold) Archibald et Bold и *T. diplobionticoideum* (Chantanachai et Bold) Archibald et Bold.

6. Род *Heterotetracystis* Cox et Deason. — Табл. III, 10—12.
Cox et Deason, 1968 : 242.

Клетки одиночные или в диадах, тетрадах и комплексах неопределенной формы, состоящих из диад и тетрад; одиночные клетки сначала эллипсоидные, затем почти шаровидные или шаровидные, в комплексах угловатые. Оболочка иногда окружена слизью, с возрастом заметно утолщающаяся, часто неравномерно. Хлоропласт один, стенкоположный, массивный, обычно рассеченный. Пиреноид один. Запасные продукты — крахмал и масло. Зрелые клетки одноядерные. Акинеты известны, иногда со слоистой оболочкой.

Вегетативное деление с образованием диад или тетрад дочерних клеток. Зооспоры возникают путем последовательного деления содержимого материнской клетки, с двумя жгутиками неравной длины, с оболочкой, не округляющиеся после остановки. Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода *Heterotetracystis akinetos* Cox et Deason.

Примечание. Согласно замечанию авторов, *Heterotetracystis* отличается от наиболее сходного с ним рода *Fasciculochloris* тем, что в ходе вегетативного клеточного деления он образует не пакеты клеток, а диады и тетрады, иногда соединенные в более сложные комплексы. От остальных родов хлоросарциновых водорослей отличается стенкоположным хлоропластом, наличием пиреноида, зооспорами с оболочкой и двумя жгутиками неравной длины, т. е. своим комплексом основных признаков.

Сократительные вакуоли, кроме зооспор, присутствуют только в молодых удлинённых вегетативных клетках.

Кокс и Дизон (Cox, Deason, 1968) описали три вида *Heterotetracystis*: *H. akinetos*, *H. intermedia*, *H. macrogranulosa*.

7. Род *Chlorosphaeropsis* Visch. emend. Herndon. — Табл. III, 13—20.

Vischer, 1933 : 15; Herndon, 1958a : 302.

Клетки одиночные или в пакетах; одиночные клетки всегда шаровидные, в пакетах угловатые. Оболочка гладкая, иногда утолщающаяся с возрастом. Хлоропласт один, сетчатый, со стенкоположными и пронизывающими полость клетки анастомозирующими тяжами. Пиреноид один или их несколько. Запасные продукты — крахмал и иногда масло. Зрелые клетки многоядерные.

Вегетативное клеточное деление с образованием пакетов дочерних клеток. Зооспоры, образующиеся путем прогрессивного расщепления содержимого материнской клетки, с двумя жгутиками одинаковой длины, без оболочки, принимающие шаровидную форму после прекращения движения. Половое размножение не наблюдалось.

Примечание. Род *Chlorosphaeropsis* отличается от остальных родов хлоросарциновых водорослей наличием сетчатого хлоропласта с пиреноидом, зооспорами, лишенными оболочки и имеющими два жгутика одинаковой длины.

Все виды *Chlorosphaeropsis*, перечисленные в работе Фишера (1933) — *C. alismatis* (Klebs) Visch., *C. consociata* (Klebs) Visch., *C. endophyta* (Klebs) Visch., *C. putrida* (Nakano) Visch., *C. lemnae* Moewus, — Херндон (1958a) отнес в группу неполно изученных. Им описан один новый вид *C. alveolata*. Ни Фишер, ни Херндон не указали тип рода.

8. Род *Spongiococcum* Deason emend. Deason. — Табл. III, 21—27.
Deason, 1959 : 572 pr. p.; 1971 : 19.

Клетки одиночные или в диадах, тетрадах и более сложных комплексах, но всегда в числе, кратном двум; одиночные клетки сначала эллипсоидные, затем шаровидные, в скоплениях угловатые. Оболочка тонкая, не

утолщающаяся с возрастом. Хлоропласт один, губчатый, заполняющий полость клетки, с несколькими лакунами. Пиреноид один. Запасный продукт — крахмал. Зрелые клетки одноядерные.

Вегетативное клеточное деление на две или большее (обычно четыре) число дочерних клеток. Зооспоры, образующиеся путем последовательного деления содержимого материнской клетки, с двумя жгутиками одинаковой длины, с оболочкой, неокругляющиеся после прекращения движения. Половое размножение не наблюдалось.

Т и п р о д а. *Spongiococcum tetrasporum* Deason emend. Deason.

П р и м е ч а н и е. Род *Spongiococcum* от других водорослей пор. *Chlorosarcinales* отличается губчатым строением хлоропласта, наличием пиреноида и зооспорами, одетыми оболочкой и имеющими два жгутика одинаковой длины.

Наблюдались сократительные вакуоли в вегетативных клетках водоросли.

После уточнения характеристики рода (Deason, 1971) в нем оставлен только один вид *S. tetrasporum* Deason emend. Deason.

9. Род *Axilosphaera* Cox et Deason. — Табл. IV, 2—4.

Cox a. Deason, 1968 : 241..

Клетки одиночные или в диадах и тетрадах; одиночные клетки почти шаровидные или шаровидные, в скоплениях угловатые. Оболочка старых клеток с однополярным утолщением. Хлоропласт один, центральный, несимметричный, с лопастью, направленными к поверхности клетки. Пиреноид один. Зрелые клетки одноядерные.

Вегетативное клеточное деление с образованием диад и тетрад дочерних клеток. Зооспоры и апланоспоры образуются путем последовательного деления содержимого материнской клетки. Зооспоры с двумя жгутиками одинаковой длины, с оболочкой, неокругляющиеся после прекращения движения. Половое размножение не наблюдалось.

Т и п р о д а. *Axilosphaera vegetata* Cox et Deason.

П р и м е ч а н и е. От остальных родов, способных к вегетативному клеточному делению, *Axilosphaera* отличается центральным хлоропластом с пиреноидом, зооспорами с оболочкой, сохраняющими после остановки свою форму. В ходе вегетативного деления водоросль образует только диады и тетрады дочерних клеток, более сложные клеточные комплексы не возникают. Диады и тетрады распадаются по мере того, как клетки становятся зрелыми.

Сократительные вакуоли остаются только в молодых растущих вегетативных клетках, в зрелых клетках они исчезают.

Сведения о запасных продуктах в родовом и видовом диагнозах отсутствуют.

Пока описан только один вид *A. vegetata* Cox et Deason.

10. Род *Borodinellopsis* Dykstra.

Dykstra, 1971 : 4—6.

Клетки одиночные или в диадах, триадах, тетрадах или более сложных комплексах; одиночные клетки сначала эллипсоидные, затем шаровидные, в комплексах угловатые. Оболочка гладкая и тонкая, утолщающаяся с возрастом. Хлоропласт один, центральный, звездчатый, симметричный, с радиальными лопастями, отходящими от центральной (или почти центральной) части и идущими к поверхности клетки. Пиреноид один. Зрелые клетки одноядерные.

Вегетативное клеточное деление с образованием диад, триад, тетрад или более сложных комплексов, которые могут распадаться. Зооспоры с двумя жгутиками и оболочкой, неокругляющиеся после прекращения движения. Апланоспоры известны. Половое размножение не наблюдалось.

Т и п р о д а. *Borodinellopsis texensis* Dykstra.

П р и м е ч а н и е. *Borodinellopsis* отличается от наиболее близкого к нему рода *Borodinella* зооспорами, одетыми оболочкой и вследствие

этого сохраняющими свою эллипсоидную форму после остановки, а от остальных родов хлоросарциновых водорослей, кроме указанного типа зооспор, — радиально-симметричным звездчатым хлоропластом и пиреноидом. Перед образованием зооспор форма хлоропласта становится неопределенной, пиреноид исчезает, а ядро претерпевает последовательное митотическое деление, что приводит к образованию многоядерных клеток. Затем протопласт делится на ряд одноядерных зооспор.

В исходных родовом и видовом диагнозах сведения о запасных веществах и сравнительной длине жгутиков у зооспор не приводятся.

В ходе вегетативного клеточного деления *Borodinellopsis* образует диады, триады, тетраэдрические или изобилатеральные тетрады, которые в свою очередь могут образовывать более многочисленные и сложные клеточные комплексы. Одиночные зрелые клетки могут делиться вегетативно, давать начало зооспорам и апланоспорам. Клетки, соединенные в комплексы, не обладают способностью к образованию зооспор и апланоспор. Для автора рода осталось неясным, является ли эта особенность характерной только для описанного вида или свойством рода в целом. Пока род содержит только один вид *B. texensis* Dykstra.

11. Род *Chlorosarcina* Gern. emend. Visch. — Табл. IV, 6—11.

Gerneck, 1907 : 226—227; Vischer, 1933 : 15; Deason, 1959 : 576.

Клетки одиночные или в пакетах, иногда в скоплениях, имеющих псевдонитчатую конфигурацию; одиночные клетки всегда шаровидные, в пакетах угловатые. Оболочка тонкая, иногда окруженная слизью. Хлоропласт один, стенкоположный, шаровидный с отверстием или чашевидный, сплошной или сегментированный. Пиреноид отсутствует. Запасные продукты — крахмал и масло. Зрелые клетки одноядерные. Акинеты известны, с утолщенной и шиповатой оболочкой.

Вегетативное клеточное деление с образованием пакетов. Зооспоры и апланоспоры возникают путем последовательного деления содержимого материнской клетки. Зооспоры с двумя жгутиками одинаковой длины, без оболочки и округляющиеся после прекращения движения. Половой процесс не наблюдался.

Лектотип рода. *Chlorosarcina elegans* Gern. (Deason, 1959).

Примечание. Водоросли рода *Chlorosarcina* характеризуются наличием сарциноподобных клеточных пакетов, которые образуются в ходе вегетативного клеточного деления, идущего в трех взаимно перпендикулярных направлениях. Правда, 2 вида — *C. brevispinosa* и *C. longispinosa* (Chantanachat, Bold, 1962) — иногда могут образовывать еще и псевдонитчатые группы. Но поскольку они способны и к образованию пакетов, авторы отнесли их к данному роду. Кроме сарциновидных пакетов, род *Chlorosarcina* в отличие от других родов водорослей с вегетативным клеточным делением обладает следующим комплексом признаков: голыми зооспорами, принимающими шаровидную форму после остановки и имеющими два жгутика одинаковой длины, стенкоположным хлоропластом и отсутствием пиреноида.

Сократительные вакуоли в вегетативных клетках имеются или отсутствуют.

Род *Chlorosarcina* объединяет 4 вида: *C. elegans* Gern. (Gerneck, 1907; Deason, 1959), *C. stigmatica* Deason (1959), *C. brevispinosa* Chantanachat et Bold (1962), *C. longispinosa* Chantanachat et Bold (1962).

12. Род *Friedmannia* Chantanachat et Bold. — Табл. IV, 12—19.

Chantanachat a. Bold, 1962 : 45.

Клетки одиночные или в тетраэдрических тетрадах и более сложных комплексах, состоящих из тетрад; одиночные клетки всегда шаровидные, в комплексах угловатые. Хлоропласт один, стенкоположный. Пиреноид отсутствует.

Вегетативное клеточное деление с образованием тетрад или более сложных комплексов дочерних клеток. Зооспоры и апланоспоры обра-

зуются посредством прогрессивного расщепления содержимого материнской клетки. Зооспоры с двумя жгутиками, без оболочки, округляющиеся после остановки. Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода. *Friedmannia israeliensis* Chantanachat et Bold.

Примечание. Самым близким к описанному роду является род *Chlorosarcina*, от которого *Friedmannia* отличается только расположением дочерних клеток, возникающих в ходе вегетативного клеточного деления. У *Friedmannia* образуются тетраэдрические тетрады, каждая из клеток которых может в свою очередь делиться и давать начало второй генерации. Этот процесс обычно повторяется и приводит к образованию сложных клеточных комплексов неопределенной формы. Результатом же вегетативного клеточного деления у *Chlorosarcina* являются сарциноподобные пакеты. От прочих родов с вегетативным типом клеточного деления *Friedmannia* отличается следующим сочетанием основных признаков: стенкоположным хлоропластом без пиреноида и голыми зооспорами, принимающими шаровидную форму после остановки. Соотносительную длину жгутиков у зооспор авторы рода не уточнили. В описании также отсутствуют сведения о толщине клеточной оболочки, форме хлоропласта, запасных продуктах и числе ядер.

Описан только один вид *F. israeliensis* Chantanachat et Bold.

ЛИТЕРАТУРА

- А н д р е е в а В. М. (1972). Новые данные по систематике почвенных одноклеточных зеленых водорослей (обзор литературы). В кн.: Методы изучения и практического использования почвенных водорослей. Тр. Кировск. с.-хоз. инст., 64—71. — К о р ш и к о в О. А. (1953). Визначник прісноводних водоростей Української РСР. 5. Підклас протококові (*Protococcineae*). — А h m a d j i a n V. (1960). Some new and interesting species of *Trebouxia*, a genus of lichenized algae. Amer. J. Bot., 47, 8 : 677—683. — А h m a d j i a n V. (1967). A guide to the algae occurring as lichen symbionts: isolation, culture, cultural physiology and identification. Phycologia, 6, 2—3 : 128—160. — A n d e r s o n D. J., H. W. N i c h o l s. (1968). Chlorophycean algae from limestone springs. Amer. J. Bot., 55, 2 : 205—213. — A r c e G., H. C. B o l d. (1958). Some *Chlorophyceae* from Cuban soils. Amer. J. Bot., 45, 6 : 492—503. — A r c h i b a l d P. A. (1973). The genus *Neochloris* Starr (*Chlorophyceae*, *Chlorococcales*). Phycologia, 12, 3—4 : 187—193. — A r c h i b a l d P. A., H. C. B o l d. (1970a). Phycological Studies. 11. The genus *Chlorococcum* Meneghini. Univ. Texas Publ., 7015. — A r c h i b a l d P. A., H. C. B o l d. [1970b (1971)]. Re classification of three unicellular green algae. Phytomorphology, 20, 4 : 383—389. — A r n e s o n R. D. (1973). *Pseudotetracystis*, a new chlorosarcinacean alga. J. Phycology, 9, 1 : 10—14. — B i s c h o f f H. W., H. C. B o l d. (1963). Phycological Studies. 4. Some soil algae from Enchanted Rock and related algal species. Univ. Texas Publ., 6318. — B o l d H. C. (1930). Life history and cell structure of *Chlorococcum infusionum*. Bull. Torrey Bot. Club, 57, 9 : 577—604. — B o l d H. C. (1958). Three new chlorophycean algae. Amer. J. Bot., 45, 10 : 737—743. — B o l d H. C., F. J. M a c E n t e e. (1974). Phycological notes. 3. Two new saccate unicellular *Chlorophyceae*. J. Phycology, 10, 2 : 189—193. — B r o w n R. M., H. C. B o l d. (1964). Phycological Studies. 5. Comparative studies of the algal genera *Tetracystis* and *Chlorococcum*. Univ. Texas Publ., 6417. — C h a n t a n a c h a t Sr., H. C. B o l d. (1962). Phycological Studies. 2. Some algae from arid soils. Univ. Texas Publ., 6218. — C o x E. R., T. R. D e a s o n. (1968). *Axilosphaera* and *Heterotetracystis*, new chlorosphaeracean genera from Tennessee soil. J. Phycology, 4, 3 : 240—249. — D e a s o n T. R. (1959). Three *Chlorophyceae* from Alabama soil. Amer. J. Bot., 46, 8 : 572—578. — D e a s o n T. R. (1971). The genera *Spongiococcum* and *Neospongiococcum*. 1. The genus *Spongiococcum* and the multinucleate species of the genus *Neospongiococcum*. Phycologia, 10, 1 : 17—27. — D e a s o n T. R., H. C. B o l d. (1960). Phycological Studies. 1. Exploratory studies of Texas soil algae. Univ. Texas Publ., 6022. — D e a s o n T. R., E. R. C o x. (1971). The genera *Spongiococcum* and *Neospongiococcum*. 2. Species of *Neospongiococcum* with labile walls. Phycologia, 10, 2—3 : 255—262. — D y k s t r a R. F. (1971). *Borodinellopsis texensis*: gen. et sp. nov. A new alga from the Texas Gulf Coast. In: Contributions in Phycology: 1—8. Kansas. — F r i e d m a n n I., R. O s a m p o - P a u s. (1965). A new *Chlorosarcinopsis* from the Negev desert. J. Phycology, 1, 4 : 185—191. — G e r n e c k R. (1907). Zur Kenntnis der niederen Chlorophyceen. Beih. Bot. Centralbl., 21, Abt. 2 : 221—290. — G r o o v e r R. D., H. C. B o l d. (1969). Phycological Studies. 8. The taxonomy and comparative physiology of the *Chlorosarcinales* and certain other edaphic algae. Univ. Texas Publ., 6907. — G u i l l a r d R. R. L., H. C. B o l d., F. J. M a c E n t e e. (1975). Four new unicellular chlorophycean algae from mixohaline habitats. Phycologia, 14, 1 : 13—24. — H e r n d o n W. (1958a). Studies on chlorosphaeracean algae from soil. Amer. J. Bot., 45, 4 : 298—307. — H e r n d o n W. (1958b). Some new species of chlorococcalean algae.

Amer. J. Bot., 45, 4 : 308—323. — McLean R. J., F. R. Trainor. (1965). *Fasciculochloris*, a new chlorosphaeracean alga from a Connecticut soil. Phycologia, 4, 3 : 145—148. — Meneghini G. [(1841) 1843]. Monographia Nostochinearum Italicarum, additio Specimine de Revulariis. Mem. Reale Accad. Sci. Torino, Ser. 2, 5 : 1—143. — Pymaly A. (1924). Le *Chlorococcum humicola* (Näg.) Rabenh. Revue Algol., 1 : 107—114. — Reisigl H. (1969). Bodenalgae — Studien II. Österr. Bot. Zeitschr., 116, 1—5: 492—506. — Silva P. C., R. C. Starr. (1953). Difficulties in applying the international code of botanical nomenclature to certain unicellular algae, with special reference to *Chlorococcum*. Svensk. Bot. Tidskr., 47, 2 : 235—247. — Smith G. M. (1918). A second list of algae found in Wisconsin Lakes. Transactions Wisconsin Acad. Sci., Arts a. Letters, 19, Part 1 : 614—654. — Smith G. M. (1933, 1950). The Fresh-Water Algae of the United States. Ed. 1 и 2. — Starr R. C. (1953). Further studies in the genus *Chlorococcum* Meneghini. Lloydia, 16, 2 : 142—148. — Starr R. C. (1954). Reproduction by zoospores in *Planktosphaeria* G. M. Smith. Hydrobiologia, 6, 3—4 : 392—397. — Starr R. C. (1955). A comparative study of *Chlorococcum* Meneghini and other spherical, zoospore-producing genera of the *Chlorococcales*. Indiana Univ. Publ., Sci. Ser., 20 : 1—111. — Tereg E. (1923). Einige neue Grünalgen. Beih. Bot. Centralbl., 39, Abt. 2 : 179—195. — Trainor F. R., H. C. Bold. (1953). Three new unicellular *Chlorophyceae* from soil. Amer. J. Bot., 40, 10 : 758—767. — Trainor F. R., R. L. Hilton. (1966). *Chlorosarcinopsis variabilis* sp. nova from a Connecticut cornfield soil. J. Phycology, 2, 4 : 156—159. — Trainor F. R., R. J. McLean. (1964). A study of a new species of *Spongiochloris* introduced into sterile soil. Amer. J. Bot., 51, 1 : 57—60. — Trainor F. R., P. A. Verses. (1967). A new *Chlorococcum* from a Connecticut cornfield soil. Phycologia, 6, 4 : 237—239. — Vinatzer G. (1975). Neue Bodenalgae aus den Dolomiten. Plant Syst. a. Evol., 123, 3 : 213—235. — Vischer W. (1933). Über einige kritischen Gattungen und die Systematik der *Chaetophorales*. Beih. Bot. Centralbl., 51, Abt. 1 : 1—101. — Vischer W. (1945). Über einen pilzähnlichen, autotrophen Mikroorganismus *Chlorochytridion*, einige neue *Protococcales*, und die systematische Bedeutung der Chloroplasten. Verh. Nat. Ges. Basel, 56, 2 : 41—59 (цит. по: Starr, 1955).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 III 1976.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 58 (477)

ГАВРИИЛ ИВАНОВИЧ БИЛЫК

(К 70-летию со дня рождения)

V. S. T K A C H E N K O. GAVRIIL IVANOVICH BILYK
(TOWARDS THE 70TH ANNIVERSARY OF BIRTH)

В 1974 г. исполнилось 70 лет со дня рождения известного советского ученого-геоботаника, доктора биологических наук, профессора Гавриила Ивановича Билыка.

Г. И. Билык родился 7 апреля 1904 г. в с. Богущкова Слободка Золотоношского уезда Полтавской губернии (теперь с. Чапаевка Золотоношского района Черкасской области), в крестьянской семье. Высшее образование он получил на биологическом факультете Киевского института профобразования, реорганизованного позже в Киевский государственный университет. Поработав некоторое время ассистентом кафедры ботаники Харьковского зоотехнического института, Г. И. в 1931 г. поступил в аспирантуру Института ботаники АН УССР. Здесь он начал геоботанические исследования весьма слабо изученной в то время галофильной растительности УССР; интерес к растительности засоленных почв у него все более возрастал. В первые же годы своей научной деятельности он провел многочисленные экспедиционные исследования в различных местах республики, главным образом на левобережных террасах Среднего Днестра и Северского Донца, а также на Причерноморской низменности. Собранные им богатые материалы и опубликованные на их основе работы стали крупным вкладом в познание галофильной растительности Украины. В 1939 г. Г. И. защитил кандидатскую диссертацию на тему «Растительность засоленных почв левобережья среднего Донца», а позже, обобщив и теоретически осмыслив большой фактический материал, он подготовил к печати монографию «Солончаковая растительность приморской полосы УССР» (1941), которую собирался защитить как докторскую диссертацию. Однако Великая Отечественная война надолго оторвала его от научной работы. Тираж упомянутой монографии, многочисленные материалы полевых исследований и рукописи ряда его работ погибли во время оккупации.

Г. И. пошел на фронт добровольцем и в составе 8-й гвардейской армии прошел боевой путь от Сталинграда до Берлина. За выполнение боевых заданий он был награжден орденами Красная Звезда, Отечественной войны II степени и многими медалями.

В октябре 1945 г., после демобилизации, Г. И. продолжил научную работу в Институте ботаники АН УССР. Он сразу включился в исследования растительного покрова Украины, тесно увязывая их с запросами теории и практики народного хозяйства. Не ослабляя внимания к изучению галофильной растительности, он принял самое деятельное участие в организации и проведении комплексных геоботанических исследований различных частей республики. Так, в 1947—1948 гг. Г. И. работал в составе комплексной экспедиции по изучению природных ресурсов Закарпатской области; в 1949 г. проводил обследование кормовых угодий Николаевской и Одесской областей; в 1950—1954 гг. изучал естественный растительный покров в зоне Ингулецкой оросительной системы и т. д.

В это время Г. И. занимается геоботаническим районированием и картированием растительности УССР, что послужило основой для решения ряда народнохозяйственных задач.

Результатом его исследований были теоретические разработки и ценные рекомендации по рациональному природопользованию, мелиорации почв и повышению продуктивности пастбищ и сенокосов, а также монографии «Растительность Закарпатской области УССР» (1954), «Растительность Нижнего Приднепровья» (1956) и «Растительность засоленных почв Украины, ее развитие, использование и улучшение» (1963). Последняя из названных монографий подвела итоги его многолетней работы по изучению галофильной растительности УССР. В ней дан подробный анализ галофильной флоры, показаны пути ее формирования и развития, приведено описание 283 ассоциаций галофильной растительности, условий их местопроизрастания, распространения, видового состава, структуры травостоя, продуктивности и хозяйственного значения. Эта работа легла в основу докторской диссертации, которую Г. И. защитил 20 VI 1964 г. на Объединенном ученом совете по биологическим наукам Академии наук УССР (Киев).

Начиная с пятидесятых годов, Г. И. все больше внимания уделяет изучению степной растительности. В результате многолетних наблюдений он внес большой вклад в познание природы степей и динамики степной растительности в зависимости от различных режимов хозяйственного использования, в изучение ее биологической и хозяйственной продуктивности, в выработку оптимального режима заповедности и пр.

Г. И. успешно разрабатывает также вопросы геоботанического районирования, классификации и картографирования растительности УССР. Он проявляет глубокий интерес к проблеме охраны природы, экологии, биогеоценологии, ботанической географии и флористике. Г. И. описал два новых для науки вида — *Puccinellia fominii* Bilyk (1940) и *P. syvaschica* Bilyk (1952), а также сделал ряд интересных флористических находок. Билык опубликовал ряд геоботанических мелкомасштабных карт УССР, научно-популярных брошюр, буклетов и пр.

Много усилий приложил Г. И. для издания серии выпусков под общим названием «Растительность УССР» (1968—1973). Четыре книги этой серии представляют собой фундаментальный труд, содержащий первую сводку по геоботаническому изучению растительности республики. В последнем выпуске этой серии «Степи, каменистые обнажения, пески» (1973) он является основным автором. Здесь Г. И. дал описание почти всех типов степей Украины и опубликовал оригинальную классификацию степной растительности УССР. В 1973 г. эта работа была отмечена премией имени Н. Г. Холодного.

Всего Г. И. опубликовал около 120 работ, в том числе 5 монографий.

Г. И. Билык член КПСС с 1945 г. Работая в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, он проводил большую общественную работу, длительное время занимал различные руководящие посты: ученого секретаря (1946—1949), заместителя директора (1949—1963), директора Института ботаники АН УССР (1963—1968) и заведующего отделом геоботаники (1956—1975). Его неоднократно избирали в состав Президиума Украинского ботанического общества, а в настоящее время он является вице-президентом Общества и его почетным членом.

Свое 70-летие Г. И. встретил полным сил и замыслов. Пожелаем ему долгих лет жизни и дальнейших творческих успехов!

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ Г. И. БИЛЫКА

1936. Галофільна рослинність лівобережної середньої Наддніпрянщини. Вісті АН УРСР, 4, Київ : 123—139.

1937. Матеріали до вивчення галофільної рослинності УРСР. Геобот. зб. Ін-ту бот. АН УРСР, 1, Київ : 119—130.

Рослинність засолених угідь лівобережжя середньої Наддніпрянщини. Там же, 2 : 85—118.

1938. Нові дані про рослинність і флору найпівнічнішої частини Арабатської стрілки. Зб. пам'яті акад. О. В. Фоміна. Вид-во АН УРСР, Київ : 210—221.

Рослинність засолених ґрунтів лівобережжя середнього Дінця. Геобот. зб., 2, Київ : 15—88.

1939. Галофільна рослинність УРСР. Журн. Інст. бот. АН УРСР, 20 (28) : 173—177.

1940. Екологічні ряди галофільних фітоценозів приморської смуги УРСР. Бот. журн. АН УРСР, 1, 3—4 : 325—331.

1941. Солончакова рослинність приморської смуги УРСР. Вид-во АН УРСР, Київ : 1—132.

1946. Геоботанічний опис басейну ріки Молочної і Молочного лиману. Бот. журн. АН УРСР, 3, 1—2 : 51—58.

1947. Заплавні луки р. Вовчої (ліва притока р. Півн. Дінця). Бот. журн. АН УРСР, 4, 3—4 : 113—119.

1948. Рослинність Дністро-Бузького байрачного степу. Бот. журн. АН УРСР, 5, 2 : 59—63.

1949. Заплавні луки р. Північного Дінця. Бот. журн. АН УРСР, 4, 4 : 10—31.

1950. Нова адвентивна рослина для флори Української РСР — гринделія розчепірена (*Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal.) Бот. журн. АН УРСР, 7, 2 : 76—79.

Сіножаті та пасовища Закарпатської області й заходи до їх поліпшення і раціонального використання. Там же, 1 : 19—33.

1951. Новий для флори СРСР вид подорожника — *Plantago schwarzenbergiana* Schur. Бот. журн. АН УРСР, 8, 1 : 95—98.

Рослинність заплавної р. Інгулу в Баштанському районі Миколаївської області. Там же, 4 : 31—45.

1952. Новий вид покисниці з півдня Української РСР. Бот. журн. АН УРСР, 9, 3 : 77—80.

Рослинність зони зрошення півдня Української РСР і раціональне її використання. Там же, 1 : 9—26.

Рослинність подів у Баштанському районі Миколаївської області. Там же, 2 : 62—73.

1953. Гірчак подовий (*Phalacrachena inuloides*) в Українській РСР. Бот. журн. АН УРСР, 10, 3 : 42—51.

Природні кормові угіддя та заходи по їх поліпшенню. В кн.: Природа і господарство південних районів УРСР, Київ : 99—112.

Сіножаті і пасовища півдня Української РСР, їх раціональне використання та поліпшення. Бот. журн. АН УРСР, 10, 4 : 7—15.

1954. До класифікації галофільної рослинності Української РСР. Бот. журн. АН УРСР, 11, 4 : 43—50.

Естественная кормовая база юга Украинской ССР и пути ее реконструкции. В кн.: Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР. Изд. АН СССР, М.—Л. : 144—154.

Луки низовини Закарпатської області та гірського лісового пояса Радянських Карпат. В кн.: Питання розвитку продуктивних сил західних областей Української РСР, Київ : 214—223.

Рослинність Закарпатської області УРСР. Київ : 1—275. (Совместно с Н. И. Косцом, Е. М. Брадис, Ф. А. Гринем, А. А. Запатовой, С. С. Фодором и А. И. Барбаричем).

1955. Рослинні комплекси лівобережжя середнього Придніпров'я. Бот. журн. АН УРСР, 12, 4 : 46—62.

1956. Класифікація рослинності Української РСР. Укр. бот. журн., 13, 4 : 63—82. (Совместно с Д. Я. Афанасьевым, Е. М. Брадис, Ф. А. Гринем).

Рослинність Нижнього Придніпров'я. Вид-во АН УРСР, Київ : 1—178.

1957. Вивчення рослинності Української РСР за 40 років (1917—1957). Укр. бот. журн., 14, 3 : 27—35.

Низинні засолені луки північної частини Лівобережжя Середнього Придніпров'я. Там же, 2 : 3—13.

Природні кормові угіддя Верхньо-Інгулецького масиву, їх використання та поліпшення. В кн.: Питання господарського використання вперше зрошуваних земель півдня Української РСР. Вид-во АН УРСР, Київ : 96—111.

Рослинність заповідника Михайлівська цілина та її зміни під впливом господарської діяльності людини. Ур. бот. журн., 14, 4 : 26—39.

1958. Геоботанічна карта УРСР (м. 1 : 4 600 000). Укр. бот. журн., 15, 4 : 32—36.

Карта рослинності УРСР в масштабі 1 : 4 000 000. Сільськогосподарський Атлас Київського Державного університету, Київ.

1959. Зростання стоклошу прибережного (*Zerna riparia* (Rehm.) Nevski) в заповіднику Михайлівська цілина. Укр. бот. журн., 16, 1 : 57—61.

Рослинні комплекси заповідника Кам'яні Могили. Там же, 6 : 40—48. (Совместно с Л. С. Пановой).

1960. Історія вивчення галофільної рослинності УРСР. Укр. бот. журн., 17, 3 : 87—97.

1962. Геоботанічне районування Української РСР. Укр. бот. журн., 19, 4 : 23—32. (Совместно с Е. М. Брадис).

Карта растительности в масштабе 1 : 3 000 000 в «Атласе Украинской ССР и Молдавской ССР», М. : 26—27. (Совместно с Т. С. Гейдеман).

1963. Гринделія розчепірена [*Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal] у заплавині Сіверського Дінця. Укр. бот. журн., 20, 4 : 108—110. (Совместно с В. С. Ткаченко). Засолені луки лівобережного Придніпров'я, їх раціональне використання та поліпшення. Там же, 2 : 87—95.

Рослинність засоленних ґрунтів України, її розвиток, використання та поліпшення. Вид-во АН УРСР, Київ : 1—297.

1964. Растительность засоленных почв Украины, ее развитие, использование и улучшение. Доклад (на соискание ученой степени докт. биол. наук), Киев : 1—22.

1966. Про геоботанічне районування УРСР. В кн. : Сучасні проблеми географічної науки в УРСР (Матеріали першого з'їзду Географічного товариства), «Наукова думка», Київ : 249—254. (Совместно с Е. М. Бродис).

1967. Підсумки вивчення рослинності в УРСР за 50 років. Укр. бот. журн., 24, 5 : 20—28.

Растительность бассейна р. Север. Донца. В кн. : Ресурсы поверхностных вод СССР, 6, 3. Гидрометеоздат, Л. : 41—50. (Совместно с В. С. Ткаченко).

Сучасний стан рослинності асканійського цілинного степу. Укр. бот. журн., 24, 4 : 44—49. (Совместно с В. В. Осычнюком).

1969. Гринделія розчепірена на Черкащині. Укр. бот. журн., 26, 2 : 75—76.

Прогноз змін рослинного покриву заплави р. Сіверського Дінця під впливом гідросторуд. Там же, 1 : 16—21. (Совместно с В. С. Ткаченко).

Украинский государственный степной заповедник. В кн. : Заповедники СССР. «Колос», М. : 287—296.

1970. Детальне геоботанічне районування лісостепу Української РСР. Укр. бот. журн., 27, 3 : 273—278.

Поновлення степової рослинності в заповіднику Кам'яні Могили після припинення випасання. Там же, 6 : 711—714. (Совместно с Л. С. Пановой).

Рослинність ділянки Північної Новоасканійського степу на першому році після припинення випасання. Там же, 2 : 216—222. (Совместно с В. С. Ткаченко).

Рослинність урочища Потіївка Чорноморського державного заповідника. Там же, 4 : 491—496. (Совместно с В. С. Ткаченко).

1971. Рослинний покрив абсолютно заповідної ділянки Хомутовського степу. Укр. бот. журн., 28, 3 : 337—342. (Совместно с В. С. Ткаченко).

Рослинний покрив Провальського степу УРСР. Там же, 4 : 443—448. (Совместно с В. С. Ткаченко).

Рослинний покрив Стрільцівського степу. Там же, 5 : 613—617. (Совместно с В. С. Ткаченко).

Состояние охраны ботанических объектов на Украине. В кн. : Вопросы охраны ботанических объектов. «Наука», Л. : 129—134. (Совместно с Ю. Р. Шеляг-Сосонко и В. С. Ткаченко).

1972. Закономірності розвитку рослинності степових заповідників України в умовах абсолютної заповідності. Сборник тезисов: V з'їзд Українського ботанічного товариства, Ужгород : 162—163. (Совместно с В. С. Ткаченко).

Сучасний стан рослинного покриву заповідника Михайлівська цілина на Сумщині. Укр. бот. журн., 29, 6 : 696—701. (Совместно с В. С. Ткаченко).

1973. Детальне геоботанічне районування степу Української РСР. Укр. бот. журн., 30, 2 : 191—195.

Зміна рослинного покриву степу Михайлівська цілина на Сумщині залежно від режиму заповідності. Там же, 1 : 89—95. (Совместно с В. С. Ткаченко).

Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення, піски. «Наукова думка», Київ : 1—427. (Совместно с Ф. А. Гринем, Н. И. Косцом, В. В. Осычнюком и В. С. Ткаченко).

В. С. Ткаченко.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
г. Киев.

Получено 7 III 1974.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 [581.1+581.5]=30

W. Larcher. Physiological Plant Ecology. Berlin, Springer, 1975 : I—XIV, 1—252. DM. 46. (В. Лярхер. Физиологическая экология растений)

D. V. LEBEDEV. (A REVIEW)

Издательство Шпрингера продолжает публикацию переводов на английский язык наиболее интересных учебников для высшей школы по различным разделам ботаники (см.: Д. В. Лебедев. Бот. журн., 1975, 60 : 1659—1660). Очередным изданием в этой серии явилось руководство профессора Инсбрукского университета Вальтера Лярхера, известного своими исследованиями по продуктивности растений, их водному режиму и устойчивости к различным климатическим факторам. Немецкий оригинал вышел под заглавием «Экология растений» в 1973 г. в штуттгартском издательстве Э. Ульмера. Его текст не просто переведен на английский язык, но и заново пересмотрен.

Автор считает экофизиологию растений частью экологии, дисциплиной, в которой рассматривается воздействие флуктуирующих внешних условий на физиологические процессы. Свою задачу он видит в том, чтобы охарактеризовать те идеи, на которых построена экофизиология, и основные механизмы, действующие в системе растения—среда. Одновременно он стремится на некоторых примерах показать современные тенденции развития этой актуальнейшей отрасли ботаники. Предполагается, что читатель владеет основами физиологии растений.

Книга состоит из восьми разделов. В первом из них («Среда растений») дается представление о гидросфере, атмосфере, литосфере (включая почву), биосфере и экосистемах. Второй посвящен солнечной радиации как источнику энергии. В третьем речь идет об углеродном метаболизме и продукции сухой массы, причем специальное внимание уделяется круговороту углерода в фитоценозах и их продуктивности, в том числе глобальной. Четвертый раздел посвящен круговороту азота, пятый — минеральному питанию растений и круговороту зольных элементов. В шестом разделе автор излагает современные представления о водном режиме растений на клеточном, организменном и ценоотическом уровнях. Седьмой раздел отведен действию температуры на растения, в восьмом характеризуются периодические явления в растительном мире.

В конце книги помещена схема, дающая наглядное представление о программе исследований по экспериментальной экологии. Учебник снабжен списком цитированной литературы (стр. 238—244) и предметным указателем.

Характерной чертой «нормальных» зарубежных учебников для высших учебных заведений является их компактность, что требует от авторов строгого отбора материала и максимальной лаконичности изложения. Эти особенности присущи и руководству В. Лярхера, которому удалось вложить так много ценной информации в относительно ограниченный объем. Было бы полезно перевести эту книгу на русский язык.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 V 1976.

Progress in Botany: Morphology, Physiology, Genetics, Taxonomy, Geobotany. Fortschritte der Botanik: Morphologie, Physiologie, Genetik, Systematik, Geobotanik. Eds. H. Ellenberg, K. Esser, H. Merxmüller, E. Schnepf, H. Ziegler. Vol. 37. Berlin, Springer, 1975 : 1—XVIII, 1—402. DM. 120. (Прогресс в ботанике: морфология, физиология, генетика, таксономия, геоботаника)

D. V. LEBEDEV. (A REVIEW).

На страницах нашего журнала уже сообщалось о тех изменениях, которые претерпело с 36-го тома (1974 г.) это ценнейшее обзорно-библиографическое издание, публикуемое с 1932 г. (см.: Д. В. Лебедев. Бот. журн., 1975, 60 : 1658—1659). Недавно вышедший 37-й том сохраняет те же особенности, которые имел том 36-й, — новое английское название (прежнее немецкое передвинулось на второе место) и резкое преобладание англоязычных текстов. В нем из 402 страниц немецкому языку отведено всего 94—7 разделов из 25 (морфология и анатомия высших растений: вегетативные органы; морфология и анатомия высших растений: органы размножения; физиология развития; палеоботаника; учение об ареалах и флорах; экология цветков).

Имеет смысл привести здесь основную рубрикацию тома для ориентировки в его содержании.

А. Морфология. 1. Цитология: а) общая и молекулярная цитология; б) специальная цитология: цитология и морфогенез клетки грибов; в) специальная цитология: морфология и морфогенез клеток высших растений. 2. Морфология и анатомия высших растений: а) вегетативные органы, б) органы размножения.

Б. Физиология. 1. Физиология клетки. Электрофизиология клетки и транспорт через мембрану. 2. Водный режим растений. 3. Метаболизм зольных элементов; их роль. 4. Фотосинтез. Биофизические аспекты. 5. Углеводный метаболизм. 6. Вторичные вещества растений. Аспекты синтеза стероидов в растениях. 7. Физиология развития. 8. Движения.

В. Генетика. 1. Репликация: организация и репликация эукариотических хромосом. 2. Рекомбинация. 3. Мутация. 4. Функция генетических материалов. Генетические регуляторные механизмы у грибов. 5. Внеядерная наследственность.

Г. Таксономия. 1. Систематика и эволюция семенных растений. 2. Палеоботаника.

Д. Геоботаника. 1. Учение об ареалах и флорах (флористическая геоботаника). 2. История флоры и растительности в четвертичном периоде. 3. Экология растительности (экологическая геоботаника). 4. Экспериментальная экология. 5. Экология цветков.

В нашей рецензии на 36-й том была приведена рубрикация двух из пяти главных разделов: физиологии растений и геоботаники. Сравнение ее с рубрикацией 37-го тома показывает, что редакция не связывает себя сколько-нибудь определенными классификационными схемами. Она предоставляет авторам обзоров большую свободу и в систематизации материала, и в выборе названий рубрик. То же самое можно проследить и при анализе ступеней классификации — четвертой и пятой. Только самое первое деление, вынесенное на двух языках в название издания, остается неизменным.

Обращает на себя внимание также то, что каждый том имеет содержание, несколько отличное от других и ни в одной книге не представлены все разделы ботаники. Так, в 36-м томе были даны обзоры работ по систематике грибов, лишайников, мхов и папоротникообразных, а в 37-м — только по систематике семенных растений. Литература же по систематике водорослей не представлена ни в том, ни в другом томах. Возможно, этот пробел объясняется тем, что не был подобран автор-альголог.

Советская литература отражена довольно полно, хотя и не в одинаковой степени в разных разделах. Приятно отметить, что в обзоре новейших флористических работ «Флора северо-востока европейской части СССР» под редакцией А. И. Толмачева характеризуется как образцовая региональная флора.

Очередной том этого издания представляет большую ценность для всех специалистов по тем разделам ботаники, которые в нем представлены. Он позволяет получить вполне компетентно подготовленную компактную информацию о наиболее интересных новинках мировой ботанической литературы.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 V 1976.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 006.3 (47+57)58(202) : 581.331.2 [553.982+553.981.8]

ЗАСЕДАНИЕ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОЙ КОМИССИИ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА, ПОСВЯЩЕННОЕ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОМУ ИССЛЕДОВАНИЮ НЕФТИ И ГАЗА

L. A. KUPRIYANOVA. THE SESSION OF THE PALYNOLOGICAL
COMMISSION OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY DEDICATED
TO THE PALYNOLOGICAL INVESTIGATION OF OIL AND GAS

На заседание Палинологической комиссии ВБО 27 января 1976 г. состоялся доклад А. М. Медведевой (Москва) «Палинологическое изучение нефти и газа».

Как отметил докладчик, одним из характернейших свойств нефти и газа является их способность к миграциям. Анализ пыльцы и спор из нефти представляет собой вид палинологического анализа, целью которого является определение направления и масштабов ее миграции. Кроме «нефтяных» комплексов, наиболее информативными для определения масштабов миграции являются комплексы микроостатков из конденсатов и асфальтов. Особенно важное значение имеет определение состава спор и пыльцы наземных растений и так называемых акритарх.

Электронномикроскопические исследования акритарх показали, что к этой искусственной группе относятся остатки фито- и зоопланктона. Экспериментально установлено значение удельных весов всех групп микрофоссилий, что позволяет судить об их миграционных свойствах.

Палинологические данные показывают, что залежи нефти, конденсата и газа в гранулярных и трещинных коллекторах осадочного чехла обычно являются вторичными. Об этом свидетельствует присутствие в них микрофоссилий иного возраста, чем во вмещающих породах, чаще всего более древних. Латеральная миграция происходит в ограниченных масштабах. Исследованиями автора были охвачены многие месторождения нефти и газа Урала и Поволжья.

Доклад вызвал большой интерес и оживленную дискуссию. Многие отмечали заслуги Медведевой в разработке методики и проведении экспериментальных палинологических исследований нефти и газа с применением электронного микрофотографирования.

Л. А. Куприянова.

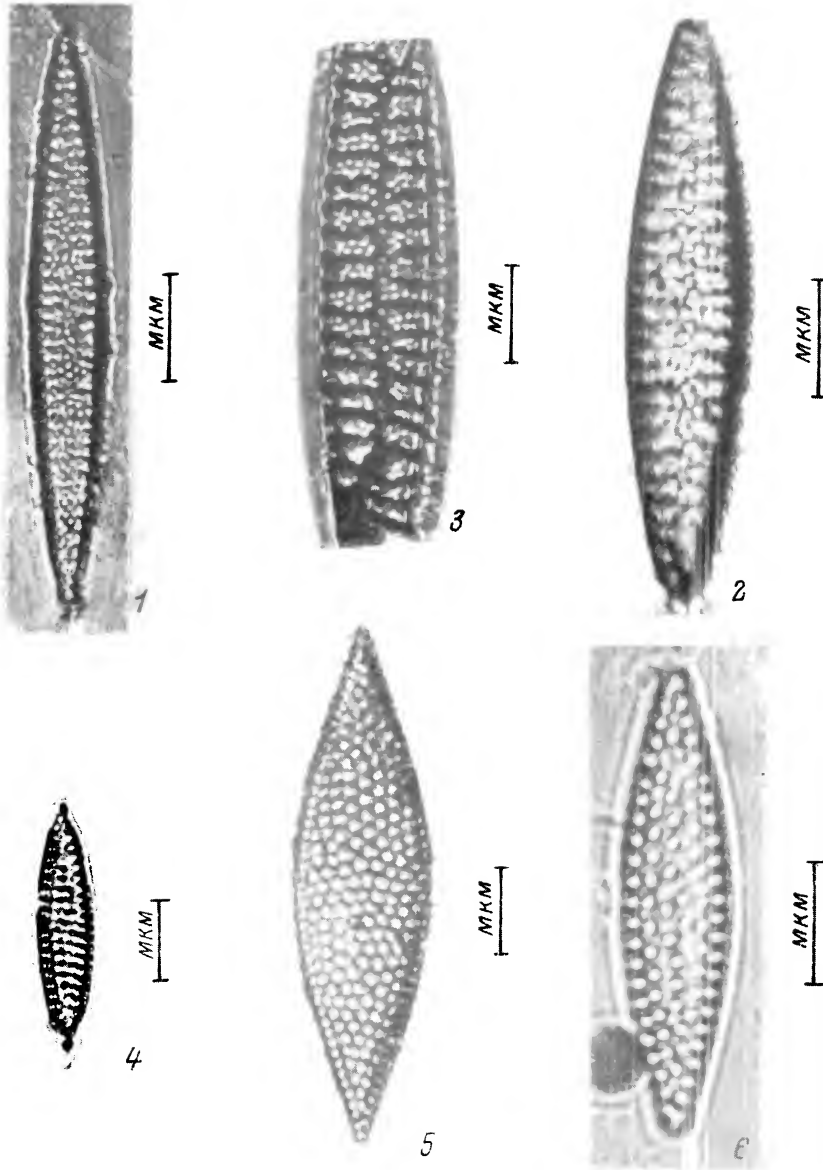
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 II 1976.

Отделение общей биологии АН СССР, ордена Трудового Красного Знамени Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Всесоюзное ботаническое общество, Географическое общество СССР, редколлегия «Ботанического журнала», Национальный комитет советских биологов, научный совет АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», научный совет АН СССР по проблемам биогеоценологии и охраны природы, Советский национальный комитет по Международной биологической программе с глубокой скорбью извещают о кончине выдающегося исследователя растительного мира Арктики, члена КПСС, заведующего лабораторией Крайнего Севера Ботанического института, вице-президента Всесоюзного ботанического общества, члена редколлегии «Ботанического журнала», заслуженного деятеля науки РСФСР, доктора биологических наук, профессора

БОРИСА АНАТОЛЬЕВИЧА ТИХОМИРОВА,

последовавшей 4 июля после тяжелой и продолжительной болезни.



Виды *Bogorovia*

1 — *B. veniaminii* Jousé, Тихий океан, станция 5996/8, ранний миоцен; 2—3 — *B. veniaminii* Jousé, Тихий океан, станция 5074, ранний-средний миоцен; 4 — *B. mediopunctata* (Hajos) Jousé, Индийский океан, плиоцен; 5 — *B. paleaceus* (Rattray) Jousé, Тихий океан, станция 5996/8, ранний миоцен; 6 — *B. paleaceus* (Rattray) Jousé, Тихий океан, станция 5074, ранний миоцен.



Рис. 1. Семя *Gymnospermium smirnowii*.

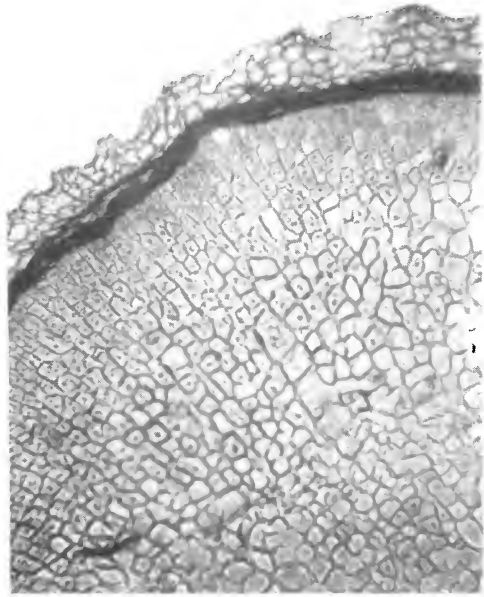


Рис. 3. Двухслойная спермодерма и прилегающие к ней клетки эндосперма *Gymnospermium smirnowii*. Поперечный срез.

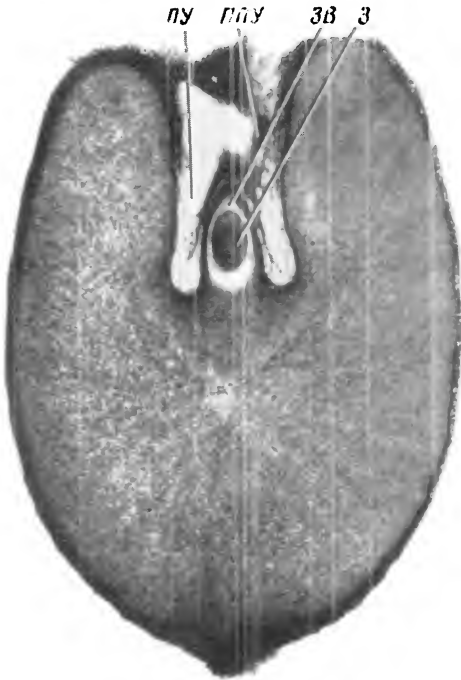


Рис. 2. Продольный срез сухого семени *Gymnospermium smirnowii*.

пу — полость углубления, ппу — паренхима полости углубления, з — зародыш, зв — зародышный выступ.

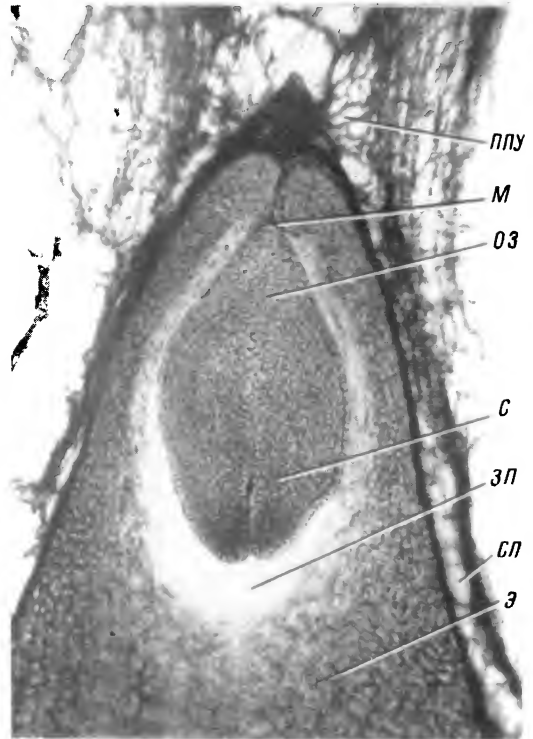
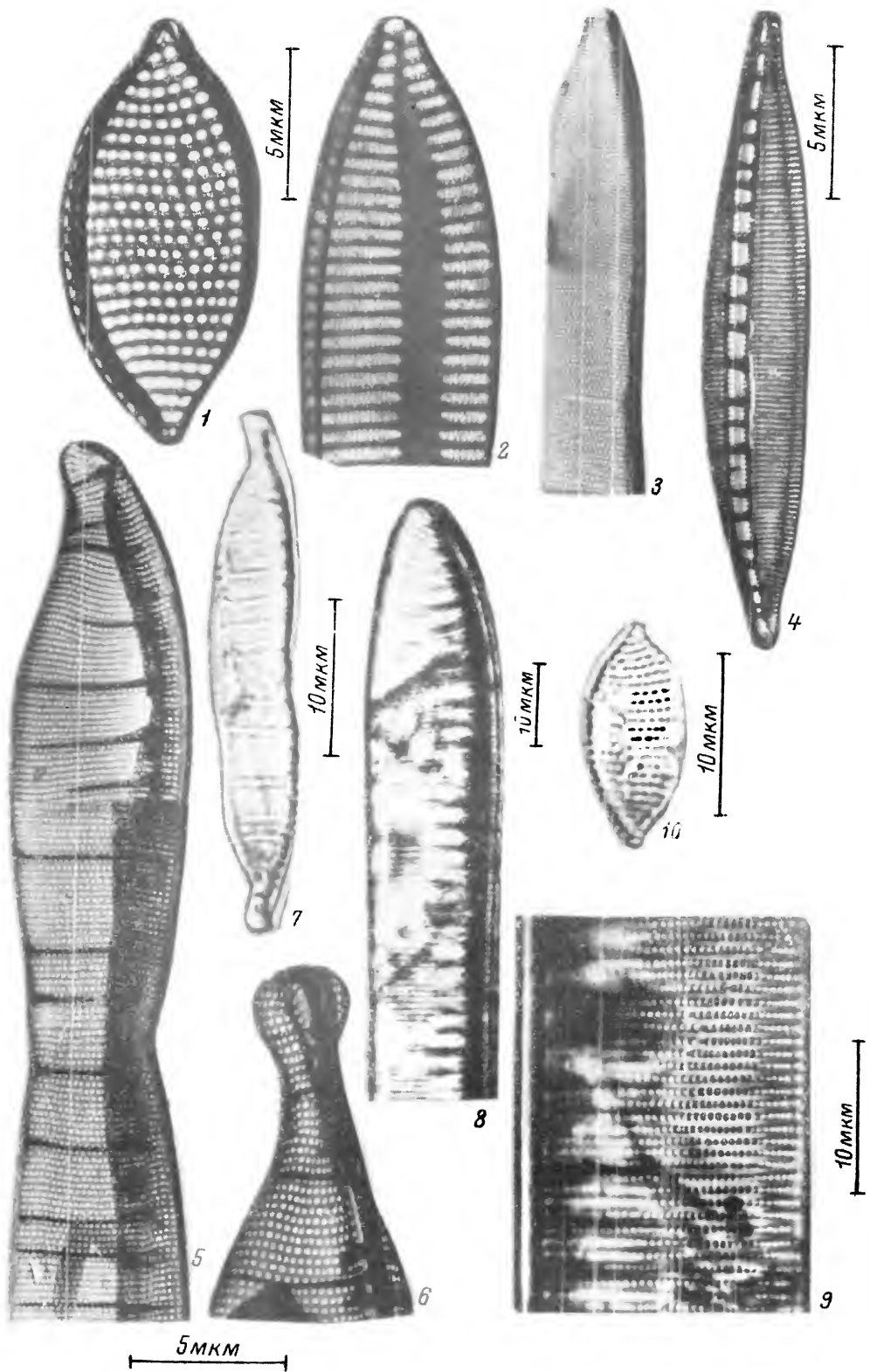


Рис. 4. Зародыш *Gymnospermium smirnowii* в семени после сухого дозревания.

ппу — паренхима полости углубления, м — микропиле, оз — ось зародыша, с — семядоли, зп — зародышевая полость, сп — спермодерма, э — эндосперм.



Т а б л и ц а 1

1, 10 — *Nitzschia punctata* створка; 2 — *N. apiculata*, конец створки; 3 — *N. thermalis* var. *minor*, часть створки; 4 — *N. dissipata*, форма створки; 5—7 — *N. epithemioides*, форма и конец створки; 8—9 — *N. scalaris*, конец и фрагмент створки.

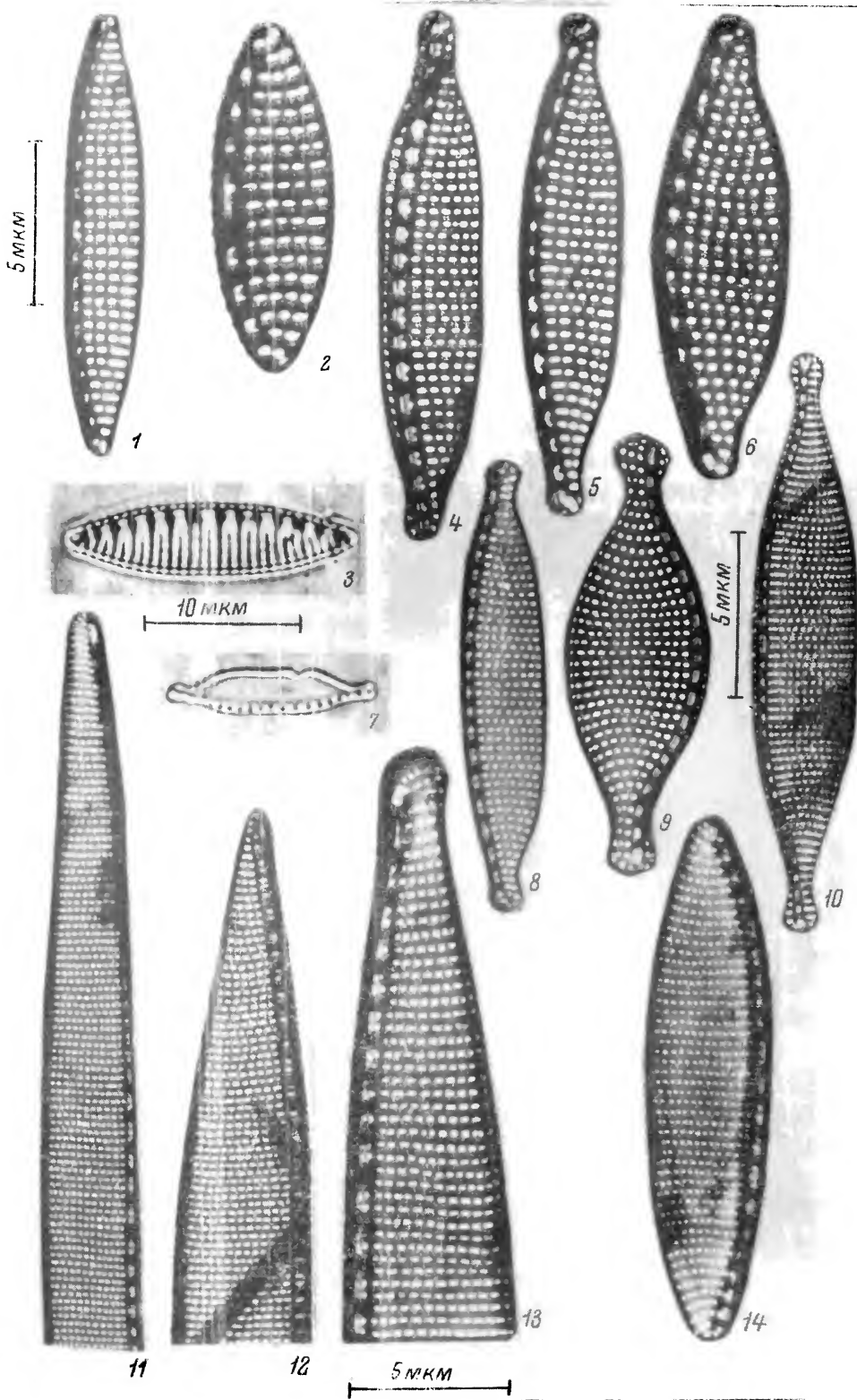
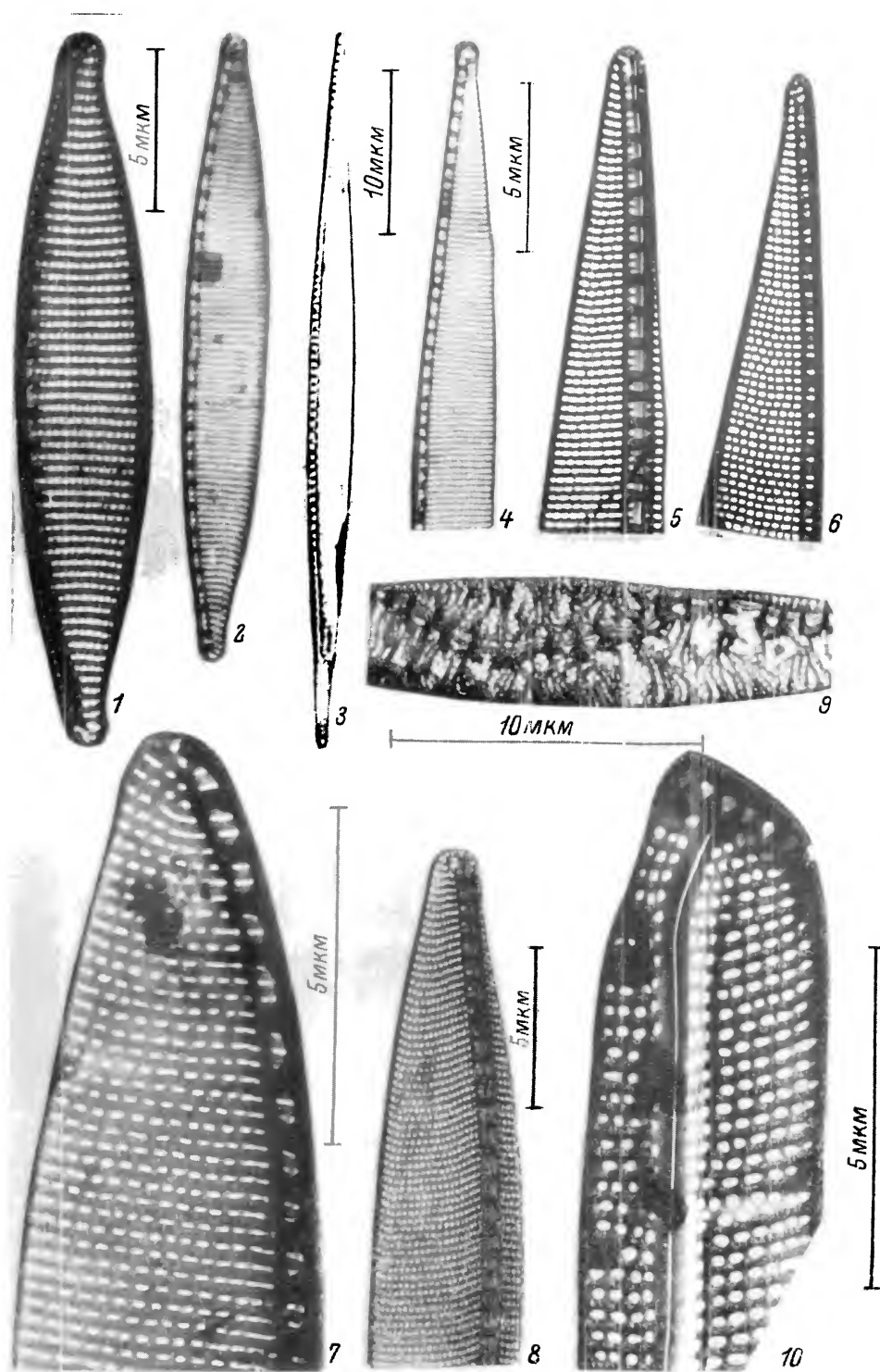


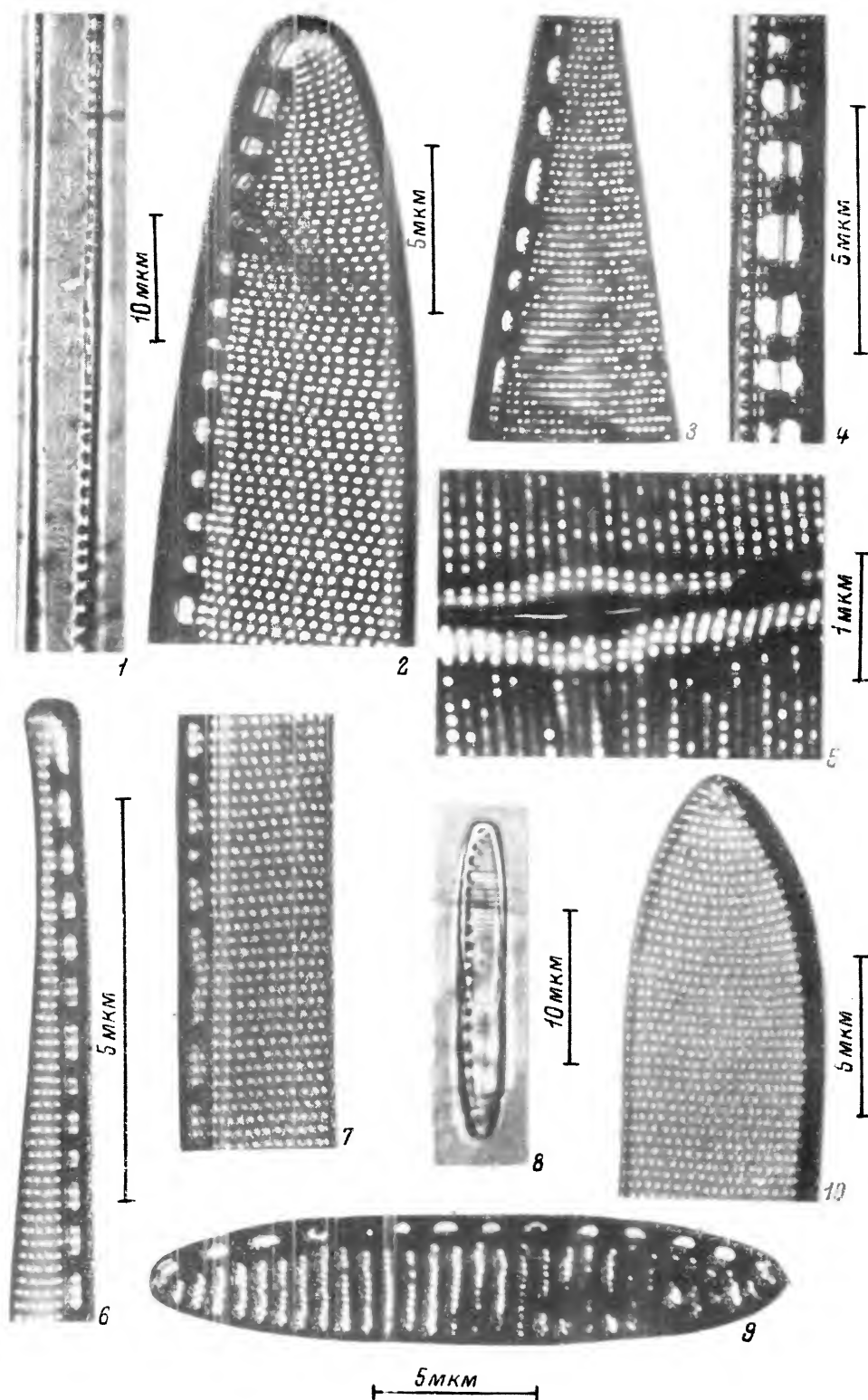
Таблица II

1—3 — *Nitzschia amphibia*, створки; 4—6 — *N. frustulum*, формы створок; 7—8 — *N. microcephala*, целые створки; 9—10 — *N. bicapitata*, формы створок; 11 — *N. subtilis* var. *paleacea*, конец створки; 12 — *N. paleacea*, конец створки; 13 — *N. palea*, конец створки; 14 — *N. fonticola*, целая створка.



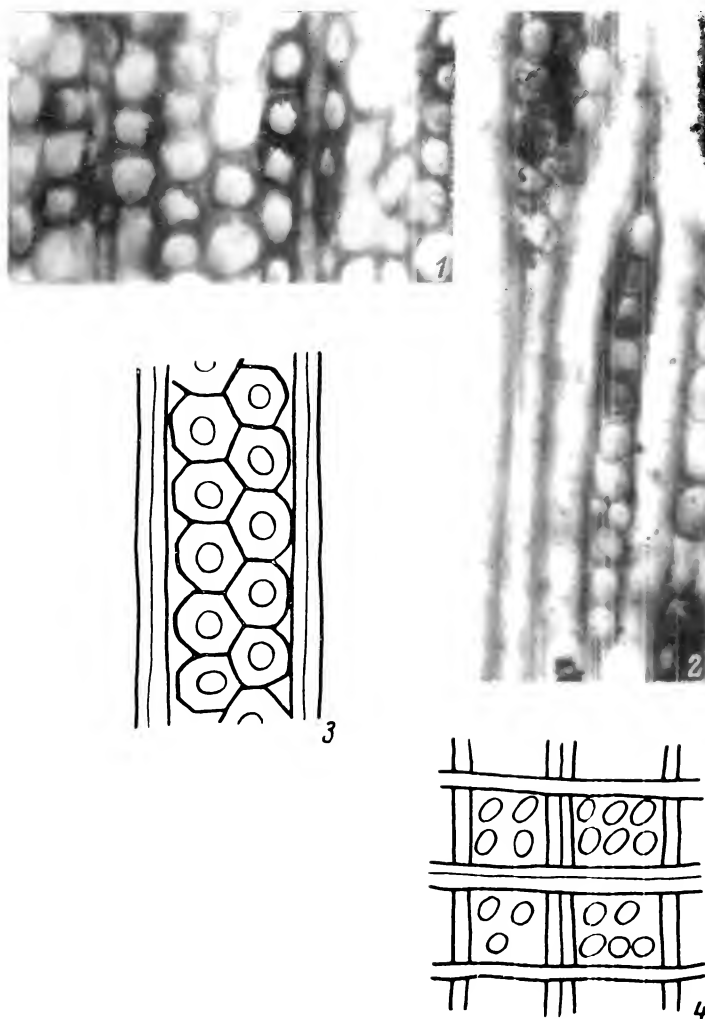
Т а б л и ц а III

1 — *Nitzschia kuetzingiana* var. *kuetzingiana*, створка; 2 — *N. kuetzingiana* var. *exilis*, створка; 3—4 — *N. gracilis* var. *minor*, форма и конец створки; 5—6 — *N. lanceolata* f. *minor*; 7 — *N. ovalis*, конец створки; 8 — *N. bacillariaeformis*, конец створки; 9—10 — морфологические уродства структур.



Т а б л и ц а IV

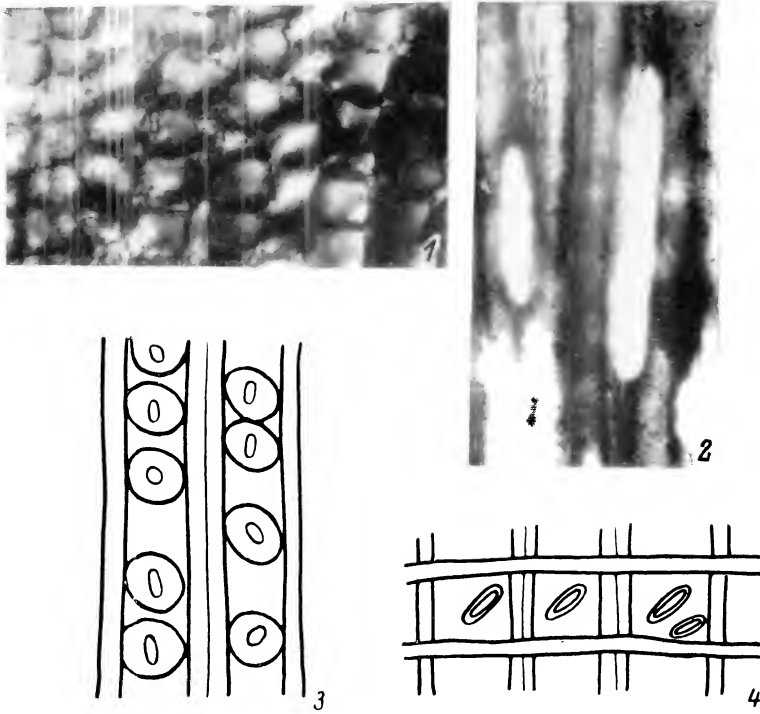
1—2 — *Nitzschia obtusa*, середина и конец створки; *N. lorenziana*: 3 — часть створки; 4 — фрагмент конца створки; 5 — ложный узелок; 6—7 — *N. acicularis*, конец и средняя часть створки; 8—9 — *Nitzschia* sp₁, форма створок; 10 — *Nitzschia* sp₂, конец створки.



Т а б л и ц а 1

Araucarioxylon kiiense Ogura, обр. № 54, верхний мел.

1 — поперечный срез, $\times 960$; 2 — тангентальный срез, $\times 960$;
3 — радиальный срез, араукарионная поровость трохеид,
 $\times 960$; 4 — поры на полях перекреста, $\times 9800$.



Т а б л и ц а II

Taxodioxydon albertense (Penhallow) Shimakura, обр. № 30, верхний мел.

1 — поперечный срез, $\times 960$; 2 — тангентальный срез, $\times 960$; 3 — радиальный срез, поровость трахеид, $\times 960$; 4 — поры на лосых перекреста, $\times 9800$.

September, 1976

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

C O N T E N T S

	Page
T. G. Gilmanov. Plant submodel in the holistic model of a grassland ecosystem (with special reference to its belowground part)	1185
V. E. Avetisian. Some modifications of the system of the family <i>Brassicaceae</i>	1198
N. M. Deeva. Phenological characterization of plant communities of Western Taimyr	1204
METHODS OF BOTANICAL RESEARCH	1216
G. G. Gerasimenko. Application of statistic approach to the method of sample treatment by Braun-Blanquet. (1216)	
NEW TAXA	1230
M. G. Pimenov. Two new species of the <i>Ferula</i> L. genus from Kirghizia. (1230).	
REPORTS	1232
A. P. Jouse. A review of the genus <i>Bogorovia</i> Jousé (<i>Bacillariophyta</i>). (1232). — V. I. Mikhailov. Species of the genus <i>Nitzschia</i> Hass. (<i>Bacillariophyta</i>) in relic lakes of Western Uzboi (Turkmenian S.S.R.). (1234). — Z. Z. Tashmukhamedova. Fossil coniferous woods from cretaceous deposits of Aminzatau (South-Western Kyzylkum). (1237). — P. Chohanov, V. N. Yurtsev. Chromosome numbers of some grasses of Turkmenia. II. (1240). — P. M. Dobryakov , E. V. Simacheva. On the flora of the Pinega-Verkhnechulaisk region (Arkhangelsk district). (1244). — V. V. Tuganaev, T. A. Pestereva. Vegetation dynamics on fallow ploughed lands of the Southern part of Vyatka-Kama basin. (1265). — N. A. Cybanova. Life cycle and age structure of the coenopopulation of <i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill. (<i>Ranunculaceae</i>) in northern steppe. (1272). — A. Ya. Shtromberg. On the biology of seeds of <i>Gymnospermium smirnowii</i> (Trautv.) Takht. (<i>Berberidaceae</i>). (1277). — M. B. Mitina. Interannual variability of the flowering curve of grass cover of goutweed oak forest (Belgorod district). (1282). — L. V. Bardunov, V. V. Teilyatjev. Lily-of-the-valley (<i>Convallaria keiskei</i> Miq.) between the Ural mountains and the Trans-Baikal region. (1290). — Chr. Kochev, D. Yordanov. The macrophyte vegetation of the Danube waterbodies in Bulgaria, its change under the influence of man and protection. (1294). — M. D. Bozhkova, T. A. Glagoleva, L. A. Filippova. After-effect of low night temperature on the growth and photosynthetic metabolism of carbon in <i>Chlorella pyrenoidosa</i> Chik. (1297). — G. P. Yakovlev. Survey of genera <i>Zollernia</i> Ness and <i>Lecointea</i> Ducke (<i>Fabaceae</i>). (1304).	
SURVEY OF ARTICLES	1309
V. M. Andreyeva. On some new and revised genera of the orders <i>Chlorococcales</i> and <i>Chlorosarcinales</i> (<i>Chlorophyta</i>). (1309).	
ANNIVERSARIES	1329
V. S. Tkachenko. Gavriil Ivanovich Bilyk (towards the 70th anniversary of birth). (1329).	
REVIEWS	1333
D. V. Lebedev, W. Larcher. Physiological plant ecology. 1975. (1333). — D. V. Lebedev. (A review). Progress in botany: morphology, physiology, genetics, taxonomy, geobotany. 1975. (1334).	
IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY	1335
L. A. Kupriyanova. The session of the Palynological commission of the All-Union botanical society dedicated to the palynological investigation of oil and gas. (1335).	

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Т. Г. Гильманов. Субмодель растительности в целостной модели травяной экосистемы (в особенности ее подземной части)	1185
В. Е. Аветисян. Некоторые модификации системы семейства <i>Brassicaceae</i>	1198
Н. М. Деева. Фенологическая характеристика растительных сообществ Западного Таймыра	1204
МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ	1216
Г. Г. Герасименко. Применение статистического подхода к методике обработки описаний по Браун-Бланке. (1216)	
НОВЫЕ ТАКСОНЫ	1230
М. Г. Пименов. Два новых вида рода <i>Ferula</i> L. из Киргизии. (1230).	
СООБЩЕНИЯ	1232
А. П. Жузе. Ревизия рода <i>Bogorovia</i> Jousé. (<i>Bacillariophyta</i>). (1232). — В. И. Михайлов. Виды рода <i>Nitzschia</i> Hass. (<i>Bacillariophyta</i>) в реликтовых озерах Западного Узоя (Туркменская ССР). (1234). — З. З. Ташмухамедова. Ископаемые древесины хвойных из меловых отложений Ауминзатау (Юго-Западный Кызылкум). (1237). — П. Чопанов, В. Н. Юрцев. Хромосомные числа некоторых злаков Туркмении. II. (1240). — П. М. Добряков, Е. В. Симачева. О флоре Пинежско-Верхнекулойского района (Архангельская область). (1244). — В. В. Туганаев, Т. А. Пестерева. Динамика растительности на заброшенных пахотных угодьях южной части Вятско-Камского бассейна (Удмуртия). (1265). — Н. А. Цибанова. Жизненный цикл и возрастная структура ценопопуляций <i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill. (<i>Ranunculaceae</i>) в северной степи. (1272). — А. Я. Штромберг. К биологии семян <i>Gymnospermium smirnowii</i> (Trautv.) Takht. (<i>Berberidaceae</i>). (1277). — М. Б. Митина. Разногодичная изменчивость кривой цветения травяного покрова снытевой дубравы (Белгородская область). (1282). — Л. В. Бардунов, В. В. Телятьев. Ландыш (<i>Convallaria keiskei</i> Miq.) между Уралом и Восточным Забайкалем. (1290). — Хр. Кочев, Д. Йорданов. Макрофитная растительность придунайских водоемов Болгарии, ее изменение под влиянием человека и охрана. (1294). — М. Д. Божкова, Т. А. Глаголева, Л. А. Филиппова. Последствие пониженной ночной температуры на рост и фотосинтетический метаболизм углерода у <i>Chlorella pyrenoidosa</i> Chick. (1297). — Г. П. Яковлев. Обзор родов <i>Zollernia</i> Nees и <i>Lecointea</i> Ducke (<i>Fabaceae</i>). (1304).	
ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ	1309
В. М. Андреева. О некоторых новых и пересмотренных родах порядков <i>Chlorococcales</i> и <i>Chlorosarcinales</i> (<i>Chlorophyta</i>). Обзор литературы. (1309).	
ЮБИЛЕИ И ДАТЫ	1329
В. С. Ткаченко. Гавриил Иванович Билык. (К 70-летию со дня рождения). (1329).	
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	1333
Д. В. Лебедев. В. Лярхер. Физиологическая экология растений. 1975. (1333). — Д. В. Лебедев. (Рецензия). Прогресс в ботанике: морфология, физиология, генетика, таксономия, геоботаника. 1975. (1334).	
ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ	1335
Л. А. Куприянова. Заседание Палинологической комиссии Всесоюзного ботанического общества, посвященное палинологическому исследованию нефти и газа. (1335).	